

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine CODACCIONI née MAILLARD

Première Thèse

“ RECHERCHES MORPHOLOGIQUES
ET ONTOGÉNIQUES
SUR QUELQUES CUPULIFÈRES ”

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le

1962

devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL
EICHHORN
CAMEFORT

Président.

} *Examineurs.*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES

12, Rue Cuvier — PARIS-V^e

1962

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine CODACCIONI née MAILLARD

Première Thèse

“ RECHERCHES MORPHOLOGIQUES
ET ONTOGÉNIQUES
SUR QUELQUES CUPULIFÈRES ”

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le

devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL

EICHHORN

CAMEFORT

}

Président.

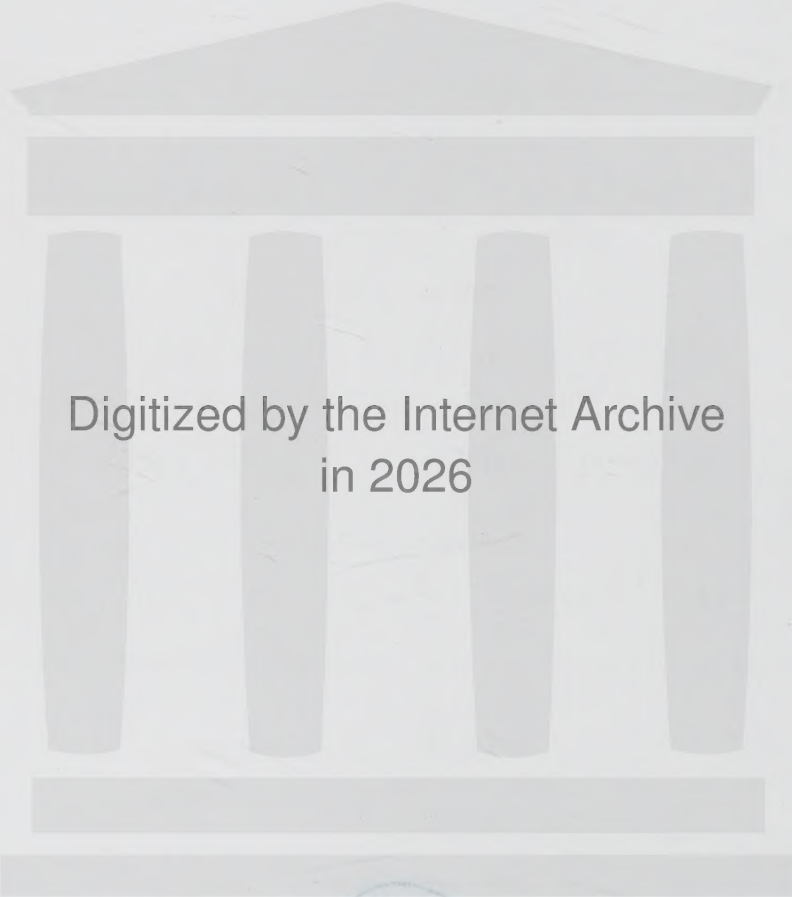
Examineurs.



REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES

12, Rue Cuvier — PARIS-Ve

1962



Digitized by the Internet Archive
in 2026



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen. M. ZAMANSKY.

G. JULIA. T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
 DE BROGLIE. T Théories physiques.
 PRENANT. T Anatomie et Histologie comparées.
 GRASSÉ. T Evolution des êtres organisés.
 PRÉVOST. T Chimie organique.
 CHAUDRON. T Chimie appliquée.
 WYART. T Minéralogie et Cristall.
 TEISSIER. T Zoologie.
 MANGENOT. T Biologie végétale (Orsay).
 AUGER. T Physique quantique et Relativité.
 MONNIER. T Physiologie générale.
 PIVETEAU. T Paléontologie.
 ROCARD. T Physique (E. N. S.).
 CARTAN. T Mathématiques (E. N. S.).
 LAFFITTE. T Chimie générale.
 FAVARD. T Géométrie supérieure.
 COULOMB. T Physique du globe.
 M^{lle} COUSIN. T Biologie animale (S.P.C.N.).
 CHRÉTIEN. T Chimie minérale.
 DRACH. T Zoologie.
 KASTLER. T Physique (E. N. S.).
 EPHRUSSI. T Génétique.
 RIVIÈRE. T Géologie S.P.C.N. et sédim.
 GAUTHERET. T Biologie Vég. (P. C. B.).
 LUCAS (R.). T Recherches physiques.
 THOMAS (A.). T Biologie cellulaire.
 ARNULF. T Optique appliquée.
 MORAND. T Physique Enseignement.
 SOLEILLET. T Physique (P. C. B.).
 FORTIER. T Mécanique expérimentale des fluides.
 DANJON. T Astronomie.
 PETIT. T Biologie maritime.
 QUENEY. T Météorologie et dynamique atmosphérique.
 GALLIEN. T Embryologie.
 EICHORN. T Botanique.
 DE CUGNAC. T Biologie vég. (S. P. C. N.).
 M^{lle} CAUCHOIS. T Chimie-Physique.
 THELLIER. T Physique du globe.
 L'HÉRITIER. T Biologie générale (Orsay).
 GRIVET. T Radio-électricité (Orsay).
 PONCIN. T Mécanique générale.
 DUBREIL. T Arithmétique et Théorie des nombres.
 QUELET. T Chimie organique.
 CAGNIARD. T Géophysique appliquée.
 CHAMPETIER. T Chimie macromoléculaire.
 CUVILLIER. T Micropaléontologie.
 JUNG. T Pétrographie.
 TRILLAT. T Microscopie et diffraction électronique.
 WIEMANN. T Chimie organique et struct.
 JACQUINOT. T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).

VASSY. T Physique de l'atmosphère.
 DESTOUCHES. T Théories physiques.
 AMIEL. T Chimie générale.
 HOCART. T Minéralogie et Cristallog.
 J.-P. MATHIEU. T Physique (Optique).
 COUTEAUX. T Biologie animale (P. C. B.).
 MAY. T Zoologie (Orsay).
 CHOQUET. T Théorie des fonctions et Topologie.
 FELDMANN. T Biologie végétale marine.
 GUINIER. T Physique des solides (Orsay).
 JOST. T Physiologie comparée.
 FORTET. T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
 SCHWARTZ. T Calcul différentiel et intégral.
 CHOUARD. T Physiologie végétale.
 MALAVARD. T Aviation (Techn. aéronaut.).
 BRELOT. T Calcul différentiel et intégral.
 NORMANT. T Synthèse organ. générale.
 BENARD. T Chimie minérale.
 BUYAT. T Botanique (E. N. S.).
 DUGUÉ. T Statistiques mathématiques.
 SOULAIRAC. T Psychophysiologie.
 ULRICH. T Physiologie végétale.
 MARÉCHAL. T Optique théorique et appliquée.
 KIRRMANN. T Théories chimiques.
 CHADEFAUD. T Botanique.
 M^{lle} LE BRETON. T Physiologie de la nutri.
 SALEM. T Mathématiques générales.
 LELONG. T Appl. de l'analyse à la géométrie.
 DEVILLERS. T Anat. et Histol. comparées.
 EHRESMANN. T Topologie Algébrique.
 FRANÇON. T Physique (S. P. C. N.).
 GLANGEAUD. T Géographie physique et Géologie dynamique.
 GODEMENT. T Mathématiques (M. P. C.).
 PISOT. T Tech. Mathém. de la Phys.
 ROCH. T Géologie.
 SCHATZMANN. T Astrophysique.
 TERMIER. T Paléontologie stratigraphique.
 ZAMANSKY. T Mathématiques générales.
 LENNUIER. T Physique (M. G. P.).
 RIZET. T Génétique (Orsay).
 ROUTHIER. T Géologie appliquée.
 M^{me} TONNELAT. T Physique Théorique.
 DIXMIER. T Mathématiques (M. P. C.).
 SOUCHAY. T Chimie générale.
 AIGRAIN. T Electrotechn. générale.
 BRUSSET. T Chimie systématique.
 M. LÉVY. T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
 M^{me} CHAIX. T Chimie biologique.
 M^{me} HUREL-PY. T Biologie végétale (P. C. B.).
 PIAUX. T Chimie (M. P. C.).
 BRUN. T Mécanique théorique des Fluides.

LEDERER	T	Chimie biologique.	HAISSINSKY	T	Radiochimie.
M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques (Agrégation).	LEMÉE	T	Physiologie vég. B. M. P. V. (Orsay).
M ^{me} LELONG	T	Mathématiques (E. N. S.).	GUÉRIN	T	Chimie M. P. C. (Orsay).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).	CHATELET (M.)		Chimie (P. C. B.).
COTTE	T	Physique électricité.	JEAN	T	Physique Nucléaire (Orsay).
DUBOIS (J. E.)	T	Chimie organique.	MATTLER	T	Physique S.P.C.N.
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).	MICHEL (L.)		Physique théor. des Hautes Energies (Orsay).
MICHEL (A.)	T	Chimie minérale (Orsay).	BERGERARD		Zoologie (Orsay).
OLMER	T	Energétique générale.	BERTEIN		Electronique (Orsay).
ROUAULT	T	Electricité (Orsay).	BOUSSIÈRES		Chimie des Radioéléments (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.	Mme COUTURE		Thermodynamique et Mécanique physique.
BARCHEWITZ	T	Chimie-Physique.	ELLENBERGER		Géologie appliquée s/le ter.
BROSSEL	T	Physique atomique.	FRANC		Biologie animale (P. C. B.).
BUSER		Physiologie comparée.	SCHNELL		Botanique tropicale (Orsay).
CAMUS		Physiologie vég. B.M.P.V.	STOLKOWSKI		Physiologie générale.
CASTAING	T	Physique (Orsay).	ACHER		Chimie Biologique (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallog.	BAUDOUIN		Biologie animale P. C. B.
MOYSE	T	Physiologie végétale (Orsay).	BEAUMONT		Biologie animale S. P. C. N.
NOIROT		Evolution des êtres organisés.	BLAMONT		Géophysique Ionosphère.
PANNETIER	T	Chimie générale (Orsay).	BOUREAU		Botanique.
POSSOMPES	T	Zoologie.	CURIE (D.)		Physique (M. G. P.).
PULLMANN	T	Chimie théorique.	DURAND-DELGA		Géologie.
TEILLAC	T	Physique nucléaire et Radioactivité.	FRÉON	T	Chimie organique (Orsay).
TONNELAT	T	Biologie physico-chimique.	HELLER		Physiologie Végétale.
VILLE	T	Econométrie.	TORTRAT		Calcul des Probabilités.
WILLEMART		Chimie (P. C. B.).	CAILLEUX		Géologie (S. P. C. N.).
DODÉ	T	Chimie (Orsay).	MAGNAN	T	Physique (S. P. C. N.).
FREYMANN	T	Recherches physiques.	DAUDEL	T	Mécanique Ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la Physique Nucléaire.
GUINOCHET	T	Biol. vég. S.P.C.N. (Orsay).	Mlle FOURCROY		Biologie Végétale (S.P.C.N.).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).	Mme CHOQUET-BRUHAT	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Mlle JOSIEN	T	Chimie S. P. C. N.	Mlle VEIL		Physiologie générale.
CHEVALLEY	T	Géométrie algéb. et théor. des groupes.	LWOFF	T	Microbiologie.
ARNOULT	T	Electronique (Orsay).	SIESTRUNCK	T	Mécanique physique et expérimentale.
CHAPELLE	T	Physique (Orsay).	LACOMBE	T	Métallur. des métaux Nucl.
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).	BROCHARD	T	Physique (P. C. B.) (Orsay).
DENY	T	Mathém. génée. (Orsay).	CABANNES	T	Mécanique générale.
GERMAIN	T	Mécanique théorique des fluides.	LESIEUR	T	Mathématiques M. P. C. (Orsay)
LUCAS (G.)	T	Géologie.	MAZET	T	Mécanique génér. (Orsay).
ALLARD	T	Chimie-Physique.	CAIRE		Géographie phys. et Géol. dynamique.
BERTHELOT	T	Physique fondamentale des Hautes Energies (Orsay).	COMOLET		Mécanique des Fluides.
BRICART	T	Météorologie et phys. de l'Atmosphère.	CORABEUF		Physiologie animale.
Mme ALBE-FESSARD		Psychophysiologie.	DELLOUE		Physique de l'exosphère.
FRIEDEL		Physique des Solides (Ors.).	GORENFLOT		Botanique II (Orsay).
M. JULIA		Etudes des Moléculaires naturelles complexes.	HOUILLOIN		Biologie animale (P.C.B.).
LENDER	T	Biol. Animale (S. P. C. N.), Orsay.	JULLIEN (J.)		Chimie (P. C. B.).
MAGAT		Physico-chimie des radio-éléments.	MALGRANGE		Tech. Math. de la Phys.
Mlle QUINTIN	T	Electrochimie.	OLIVIER		Anthropologie.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.	NOZERAN	T	Botanique II (Orsay).
BENOIT	T	Physiol. animale (Orsay).	BLANC-LAPIERRE		Physique (E. N. S.) (Ors.).
DE POSSEL	T	Analyse numérique.			
CHARLOT	T	Chimie analytique.			

Secrétaire général

R. POUILLAIN.

Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères

par

M^{me} M. CODACCIONI

SOMMAIRE

Résumés	3
Introduction	11

PREMIÈRE PARTIE

Pousses feuillées

APERÇU HISTORIQUE DES ÉTUDES PHYLOTAXIQUES	16
RÉALITÉS PHYLOTAXIQUES CHEZ LES CUPULIFÈRES	24
1 ^o) Chez le Chêne et le Châtaignier	24
2 ^o) Chez le Coudrier	26
3 ^o) Chez le Hêtre	30
Conclusions	31
PRINCIPAUX TYPES PHYLOTAXIQUES RENCONTRÉS	32
I. — Type alterne distique	32
1 ^o) Disposition distique chez le <i>Castanea sativa</i>	32
2 ^o) Disposition distique chez le <i>Corylus avellana</i>	35
3 ^o) Disposition distique chez le <i>Fagus silvatica</i>	37
4 ^o) Variante de la disposition plagiotrope distique	40
II. — Types spiralés	43
1 ^o) Disposition orthotrope spiralée 2/5	43
2 ^o) Disposition orthotrope spiralée 1/3	49

3 ^o) Disposition spiralee intermediaire 1/3 et 2/5.....	52
4 ^o) Disposition spiralee à angle de divergence oscillant.....	52
Conclusions.....	54
III. — Tableau récapitulatif des diverses dispositions rencontrées.....	56
IV. — Variations phyllotaxiques sur un même rameau.....	57
ANOMALIES PHYLLOTAXIQUES ET MORPHOLOGIQUES.....	61
1 ^o) Feuilles jumelles.....	61
2 ^o) Présence d'un seul groupe de feuilles jumelles sur le même rameau.....	63
3 ^o) Présence de plusieurs feuilles jumelles sur le même rameau.....	68
Conclusions.....	75
BOURGEOIS DES POUSSES FEUILLÉES.....	76
I. — Biologie des bourgeons.....	77
1 ^o) Croissance sympodiale.....	77
2 ^o) Croissance monopodiale.....	77
II. — Constitution des bourgeons.....	79
1 ^o) Espèces sympodiales.....	79
2 ^o) Espèces monopodiales.....	82
III. — Signification morphologique des écailles.....	92

DEUXIÈME PARTIE

Méristèmes

HISTORIQUE ET INTRODUCTION A L'ÉTUDE DES MÉRISTÈMES.....	96
FONCTIONNEMENT DU MÉRISTÈME TERMINAL VÉGÉTATIF DU <i>Castanea sativa</i>	100
I. — Evolution des méristèmes : Description de différents stades chez le <i>Castanea sativa</i>	100
II. — Destinées des méristèmes végétatifs terminaux du <i>Castanea sativa</i>	114
DIVERS STADES DE LA FORMATION D'UNE FEUILLE ET DE SES STIPULES.....	117
I. — Initiation des éléments foliaires et stipulaires.....	117
II. — Morphogenèse des éléments foliaires et stipulaires.....	120
III. — Rapports des rythmes respectifs de l'initiation et de la morphogenèse suivant le mode de croissance.....	121
FONCTIONNEMENT DES MÉRISTÈMES AXILLAIRES VÉGÉTATIFS.....	123
I. — Etapes de la constitution des bourgeons axillaires.....	123
II. — Variations du rythme de développement des bourgeons axillaires en rapport avec le mode de croissance.....	130
Conclusions.....	131
FORMATIONS AXILLAIRES INFLORESCENTIELLES DU <i>Castanea</i>	133
I. — Etude des inflorescences du <i>Castanea</i>	133
II. — Méristèmes inflorescentiels primaires.....	140
III. — Destinées des méristèmes inflorescentiels primaires.....	149
Conclusions.....	151

TROISIÈME PARTIE

Etude des jeunes plants
au cours de la première année

CASTANEA SATIVA.....	156
I. — Organisation du méristème séminal avant la germination.....	156
II. — Evolution des méristèmes apicaux au cours de la première année.....	157
III. — Morphogenèse des premières feuilles formées.....	162
IV. — Phyllotaxie des plants de <i>Castanea</i>	165
V. — Variations phyllotaxiques observées.....	168
QUERCUS PUBESCENS.....	171
I. — Organisation du méristème séminal avant la germination.....	171
II. — Evolution du méristème apical au cours de la germination.....	172
III. — Jeunes plants.....	175
QUERCUS CERRIS.....	179
I. — Méristème séminal avant germination.....	179
II. — Fonctionnement ultérieur.....	182
III. — Jeunes plants.....	183
CONCLUSION A L'ÉTUDE DES JEUNES PLANTS.....	188
Conclusion.....	192
Bibliographie.....	197
Explication des planches.....	201

RESUME

Ce Mémoire comporte l'étude morphologique des rameaux de *Castanea*, *Corylus*, *Fagus* et *Quercus*, une attention particulière étant prêtée aux questions de disposition des feuilles, écailles et bractées, à l'étude ontogénique de ces organes, enfin à la cytologie des méristèmes du *Castanea*.

ÉTUDE PHYLOTAXIQUE.

La connaissance de la vascularisation au niveau des insertions a permis, pour chaque matériel et chaque disposition, de définir le segment foliaire qui est une des « réalités phyllotaxiques les plus importantes ».

Les espèces monopodiales ont une grande stabilité phyllotaxique : toutes les pousses de *Quercus* sont orthotrope-spiralées (divergence 2/5), toutes celles de *Fagus* sont plagiotrope-distiques.

Les espèces sympodiales, par contre, montrent une plasticité phyllotaxique certaine : les pousses les plus vigoureuses, tels les rejets ou les plants de première année, sont orthotrope-spiralées (divergence 1/3 chez le *Corylus*, divergence 2/5 chez le *Castanea*). Les autres pousses, souvent pendantes, sont plagiotrope-distiques.

Les diverses dispositions observées sont caractérisées par des divergences souvent très variables d'un rameau à l'autre et d'une feuille à la suivante ; toutes les dispositions sont interprétables par deux hélices foliaires. En regard des difficultés présentées par l'application de la théorie de la spirale génératrice, la théorie des hélices foliaires émise par L. PLANTEFOL présente une simplicité et une homogénéité remarquables.

Chez les espèces monopodiales, l'application de la théorie phyllotaxique de L. PLANTEFOL à la disposition des écailles a montré la nécessité de grouper celles-ci deux par deux, afin d'assurer la continuité de l'interprétation entre les feuilles et les écailles d'une année à la suivante.

Le mode de vascularisation au niveau des insertions et l'expérimentation justifient ce groupement et permettent d'affirmer que les écailles étroites sont les stipules de feuilles avortées.

Sur les jeunes plants, les feuilles primordiales, de forme et de dimension aberrantes, sont disposées suivant un mode phyllotaxique ignoré sur les pousses d'arbre de la même espèce. Par exemple chez le *Castanea*, les quatre feuilles primordiales sont opposées-décussées ; chez le *Quercus cerris*, il y a deux rangées verticales de 5 ou 6 feuilles primordiales dont l'ontogénie diffère beaucoup de celle des feuilles de l'espèce.

ETUDE ONTOGÉNIQUE.

L'étude des méristèmes végétatifs du *Castanea* a montré l'existence d'un anneau initial subapical où se font les initiations foliaires et qui se restaure sur lui-même après chaque initiation ; ce mode de fonctionnement est qualifié de plastochronique. La surrection de chaque primordium est précédée de la formation d'un soubassement foliaire. Les points végétatifs manifestent trois formes d'activité (l'initiation foliaire, la morphogenèse foliaire et l'allongement de l'axe) dont les rythmes relatifs conditionnent la forme des apex, et la répartition de l'état méristématique cellulaire. Sur les rejets, ces trois types d'activité sont intenses et synchrones, sur les pousses courtes ils sont faibles et souvent décalés.

Les méristèmes inflorescentiels primaires mâles ont une structure et un mode de fonctionnement différents ; aucun soubassement ne précède la surrection du primordium bractéal, aucune restauration d'un anneau initial n'est décelable avec certitude. A l'extrémité des chatons mâles, se forme parfois un bourgeon ayant des caractères morphologiques et méristématiques végétatifs.

Les méristèmes inflorescentiels primaires androgynes sont très semblables dans leurs jeunes stades aux méristèmes végétatifs ; en fin de fonctionnement, ils forment une fleur terminale qui est due à l'activité du « méristème d'attente ».

ETUDE EXPÉRIMENTALE.

Basée sur l'action des bourgeons terminaux sur les bourgeons axillaires et *vice versa*, cette étude présente deux aspects :

Chez les espèces monopodiales, le bourgeon terminal, dont le fonctionnement est prépondérant, inhibe les bourgeons axillaires ; sa suppression provoque le développement anticipé d'un ou plusieurs bourgeons axillaires. Ces expériences, faites à des époques différentes, ont permis de préciser la nature stipulaire des écailles chez ces espèces.

Chez les espèces sympodiales, le phénomène est inverse. Le bourgeon terminal cesse son fonctionnement après la constitution d'une pousse et tombe. On peut retarder cette chute en supprimant le bourgeon subterminal et provoquer alors une reprise de croissance de la part du bourgeon terminal. Le même résultat peut être obtenu par une nutrition accrue de la plante, ce qui montre que le rôle inhibiteur joué par le bourgeon subterminal est en partie de nature trophique.

SUMMARY

This work consists of the morphological study of the branches of *Castanea*, *Corylus*, *Fagus*, and *Quercus*, particularly with regards to the arrangement of the leaves, scales and bracts, the ontogeny of these different organs, and finally the cytology of the meristems of *Castanea*.

A STUDY OF PHYLLOTAXIS.

Knowledge of the venation in the region of the various insertions makes it possible, for each plant and for each arrangement, to define the foliar segment, which constitutes one of the « most important phyllotaxic facts ».

The monopodial species show an extremely stable phyllotaxis : all the shoots of the *Quercus* are spiral-orthotropes (divergence $2/5$), all those of the *Fagus* are distichous-plagiotropes.

On the other hand, the sympodial species show a definite phyllotaxic plasticity : the more vigorous shoots such as the throw-outs or the first year plants are spiral-orthotropes (with a divergence of $1/3$ for the *Corylus*, and $2/5$ for the *Castanea*). The other shoots, which are often pendent, are distichous-plagiotropes.

The different arrangements observed are characterized by often extremely variable divergences from one branch to another and from one leaf to the next ; all the various arrangements can be interpreted by means of two foliar spiral lines. As opposed to the difficulty encountered in applying the theory of a genetic spiral, the theory of foliar spiral lines formulated by L. PLANTEFOL proved to be remarkably simple and uniform.

The application of the phyllotaxic theory of L. PLANTEFOL to monopodial species, with regards to the arrangement of the scales, shows the necessity of grouping the latter two by two, so as to ensure the continuity of the interpretation between the leaves and the scales from one year to the next.

The venation in the region of the insertions and various experimental investigations substantiate this mode of grouping and make it possible to establish that the finer scales are the stipules of aborted leaves.

In young plants, the primary leaves, of aberrant shape and size, are arranged according to a phyllotaxis that is quite different to that of the shoots of the trees of the same species. For example, in the case of the *Castanea* the four primary leaves are opposite-decussate ; in the *Quercus cerris* there are two vertical rows of 5 or 6 primary leaves, the ontogeny of which differs considerably from that of the typical leaves of the species.

A STUDY OF ONTOGENY.

The study of the vegetative meristems of the *Castanea* has demonstrated the presence of an initial sub-apical ring which initiates the leaf beginnings and which feed on it even after each initiation ; this type of function is termed plastochronic. The uplift of each primordium is preceded by the formation of a leaf base. The vegetative points show three forms of activity (foliar initiation, the morphogenesis of the leaf and the lengthening of the axis), the relative rates of which govern the shape of the apex, and the distribution of the meristematic cells. In the throw-outs these three different types of activity are intense and synchronous, but in the short shoots they are weak and often at altered rates.

The primary meristems of the male inflorescence are of a different structure and mode of functioning ; there is no formation of a base preceding the uplift of the bracteal primordium, and no restoration of an initial ring can be detected with any certitude. Sometimes a bud is formed at the end of the male catkins having vegetative morphological and meristematic characteristics.

The primary androgynous inflorescent meristems are very similar in their early stages to the vegetative meristems; at the end of their period of functioning they produce a terminal flower due to the activity of the « dormant meristem ».

EXPERIMENTAL STUDY.

Based on the influence of the terminal buds on the axillary buds and *vice versa*, this study has two different aspects :

In the case of monopodial species, the terminal bud whose function is of primary importance, inhibits the axillary buds; if it is removed it causes the advanced development of one or several of the axillary buds. These experiments carried out at different periods, have made it possible to establish the stipular nature of the scales in this species.

In the case of sympodial species, the phenomenon is reversed. The terminal bud ceases to function following formation of a shoot and fall : this fall can be retarded by removing the sub-terminal bud, thus causing the terminal bud to recover its growth function. The same result can be obtained by increasing the nutrition of the plant, and this demonstrates that the inhibitory part played by the sub-terminal bud is partly of a trophic nature.

ZUSAMMENFASSUNG

Es handelt sich bei dieser Arbeit um eine morphologische Studie der *Castanea*-, *Corylus*-, *Fagus*- und *Quercus* Zweige unter besonderer Beachtung der Anordnung der Blätter, der Schuppen und der Nebenblätter und der Entwicklungsgeschichte dieser Organe sowie der Zytologie der *Castanea*- Meristemen.

UNTERSUCHUNG DER ANORDNUNG DER BLÄTTER.

Die Kenntnis der Vaskularisation auf der Stufe der Einlegungen gestattet, für jede Materie und für jede Anordnung, dasjenige blattständige Segment zu definieren, welches eine der « wichtigsten phyllotaxischen Realitäten » ist.

Die « monopodialen » (einfüßig, einstämmig) Arten besitzen eine ausgesprochene phyllotaxische Stabilität : alle *Quercusschösslinge* bilden eine orthotropische Spirale (Ausbreitung 2/5), alle *Fagustriebe* sind « plagiotropisch » (d.h. wegen der Schwerkraft horizontal ausgerichtet) zweizeilig.

Die « sympodialen » (mit Füßen aus übereinanderliegenden, nacheinanderfolgend gebildeten Segmenten) Arten zeigen dagegen eine deutliche Gestaltungsfähigkeit : die kräftigsten Triebe, wie z. B. die Nachtriebe oder Setzlinge des ersten Jahres bilden eine orthotropische Spirale (Ausbreitung 1/3 bei *Corylus*, 2/5 bei *Castanea*). Die anderen, meist hängenden Triebe sind plagiotropisch zweizeilig.

Die zahlreich vorkommenden Anordnungen charakterisieren sich durch die Ausbreitung, die zwischen mehreren Zweigen und von einem Blatt zum andern oft sehr verschieden ist ; alle bestehenden Anordnungen können durch 2 blattständige Schraubenlinien erklärt werden. Neben den Schwierigkeiten, die die Anwendung der Theorie der Fortpflanzungsspirale hervorruft, zeichnet sich die von L. PLANTEFOL aufgestellte Theorie der blattständigen Schraubenlinien durch bemerkenswerte Einfachheit und Homogenität aus.

Bei den monopodialen Arten hat die Anwendung der phyllotaxischen Theorie von L. PLANTEFOL auf die Schuppenanordnung gezeigt, dass man diese zu je zwei Schuppen zusammenfassen muss, damit die Einheit der Deutung zwischen den Blättern und den Schuppen von einem Jahr zum andern gewahrt bleibt.

Die Vaskularisationsweise auf der Stufe der Einlegungen und die Versuche rechtfertigen diese Gruppierung und gestatten die Behauptung, dass die schmalen Schuppen Ansätzen fehlgeschlagener Blätter entsprechen.

Die primordialen Blätter, deren Form und Ausmasse anormal sind, sind auf den jungen Setzlingen nach einer phyllotaxischen Art angeordnet, die man bei den Baumsprösslingen der gleichen Abart nicht beobachtet. Bei *Castanea* z. B. sind die 4 Primordialblätter entgegengesetzt gekreuzt; bei *Quercus cerris* existieren zwei senkrechte Reihen von je 5 oder 6 Primordialblättern, deren Ontogenie bedeutend von der Ontogenie der Blätter dieser Abart abweicht.

ONTOGENETISCHES EXAMEN.

Das Studium der vegetativen Meristemen von *Castanea* hat die Existenz eines ursprünglichen subapicalen Ringes gezeigt, wo sich die blattständigen Initiationen vollziehen und der sich nach jeder Initiation wieder herstellt; diesen Tätigkeitsmodus bezeichnet man als plastochronisch. Der Entstehung jedes Primordiums geht die Bildung einer blattständigen Unterlage voraus. Die vegetativen Orte liefern 3 Arten von Arbeit (die blattständige Initiation, die blattständige Morphogenese und die Verlängerung der Axe), deren entsprechende Rythmen die Form der Apexe bedingen sowie die Verteilung des meristematischen Zellzustandes. Bei den Setzlingen sind diese 3 Tätigkeitsarten intensiv und synchron, handelt es sich aber um kurze Triebe, so sind sie schwach und oft zeitlich gegeneinander verschoben.

Die primären männlichen Blütenstandmeristeme besitzen eine andere Struktur und eine andere Tätigkeitsart; kein Unterbau vor der Entstehung des Nebenblattprimordiums, eine Erneuerung des ursprünglichen Ringes kann mit Sicherheit nicht festgestellt werden. Am äussersten Ende der männlichen Kätzchen bildet sich manchmal eine Knospe, die morphologische und vegetative meristematische Charaktereigenschaften besitzt. Die primären zwittrigen Blütenstandbildungsgewebe sind frühzeitig den vegetativen Bildungsgeweben sehr ähnlich; schliesslich bilden sie eine endständige Blume die von der Tätigkeit des « Wartebildungsgewebes » hervorgerufen ist.

EXPERIMENTALSTUDIE.

Diese Studie, die die Wirkung der endständigen Knospen auf die winkelständigen Knospen, und umgekehrt, untersucht, zeigt zwei Ergebnisse:

Bei den *monopodialen* Arten, beeinträchtigt die endständige Knospe, deren Tätigkeit vorherrscht, die winkelständigen Knospen; ihre Zerstörung hat eine vorzeitige Entwicklung einer oder mehrerer winkelständiger Knospen zur Folge. Diese Versuche, die zu verschiedenen Zeitpunkten gemacht wurden, haben es erlaubt zu beweisen, dass die Schuppen dieser Abarten Blattansätze sind.

Bei den *sympodialen* Arten geht genau das Gegenteil vor. Die endständige Knospe verwelkt nach der Bildung eines Triebes und fällt ab. Man kann ihr Abfallen hinausschieben, indem man den Nebentrieb zerstört, was bei der Endknospe gleichzeitig eine Wiederaufnahme des Wachstums hervorruft. Dasselbe Ergebnis wird mit einer erhöhten Ernährung der Pflanze erreicht; das beweist im übrigen, dass der Beeinträchtigungsfaktor der winkelständigen Knospe zum Teil trophischer Art ist.

эта работа посвящена морфологическому изучению ветвей *Corylus*, *Fagus* и *Quercus*, с особым вниманием на вопросы расположения листьев, чешуек и прицветников, на ортогенезис этих органов и также на цитологию меристем *Castanea*.

ФИЛЛОТАКТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Познание васкуляризации на высоте прикреплений позволило определить, для каждого местоположения, листный сегмент, как одна из важнейших " филлотактических действительностей ".

Моноподьяльные виды имеют большую филлотактическую устойчивость : все стебли *Quercus* ортотропны - спиральны (расхождение 2/5); стебли *Fagus* плагиотропны - дистихны.

Симподиальные виды, на-оборот, представляют определенную филлотактическую пластичность: самые крепкие отростки, как и растения 1 -го года, ортотропны - спиральны (расхождение 1/3 у *Corylus* расхождения 2/5 у *Castanea*). Другие-же отростки, зачастую свисшиеся, плагиотропны - дистихны.

Наблюдения над расными расположениями охарактеризованы часто очень непостоянными расхождениями между листьями; все объяснимы двойной листной спиралью. В сравнении с затруднениями, оказанными применением теории генетической спирали, Теория многочисленных листных спиралей Л. Плантефоля (PLANTEFOL) представляет замечательную связь простоту.

Применение, с моноподиальными видами, теория Плантефоля к расположению чешуй показало необходимость их группировать по два, чтобы обеспечить непрерывность объяснения между листьями и чешуями с года на год. Закономерность васкуляризации на высоте прикреплений и экспериментация оправдывают эту группировку и позволяют утвердить, что узкие чешуйки являются прилистниками недоросших листьев.

На молодых, растениях, первичные листья, ненормальные формой и размерами, расположены согласно не тем-же филлотактическим чередованием, что на стеблях деревьев того-же рода. На пример у *Castanea*, 4 первичные листья показывают супротивную декуссаию; у *Quercus cerris* находятся 2 вертикальные череды из 5-6 первичных листьев, онтогенезис которых сильно различается от онтогенезиса листьев этого вида. -

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения над вегетативными меристемами *Castanea* показали наличие подапикального начального кольца, где находятся листовые зачатки (инициумы) и которое самовосстанавливается после каждой инициации; действие такового рода можно назвать пластохронным. Проявление каждого примордиума предшествуется формацией листовой основной подушечки (цоколя). Вегетативные точки проявляют 3 вида действий (листную инициацию, листный морфогенезис и удлинение оси), ритм которых обуславливает форму апексов и распределение клеточного меристематического состояния. На побегах, эти 3 вида действий высказываются очень интенсивно и одновременно; на коротких - же стеблях, они слабы и часто неодновременны.

Первичные меристемы мужских соцветий имеют построение иное и действуют иначе. Никакой основной подушечки нет тут до заложения прицветового примордиума; не приходится с уверенностью наблюдать восстановление начального кольца. На конце мужских сережек иногда формируется почка с морфологическими и меристематическими вегетативными характеристиками. Первичные меристемы двуполых соцветий очень похожи в течении молодых стадий, на вегетативные меристемы; под конец они формируют конечный цветок, который зависит от действия "ожидательной меристемы".

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основанные на действии верхушечных почек на боковые почки и обратно, эти исследования представляют два вида:

У моноподиальных видов, конечная почка, действие которой преобладает, тормозит осебные почки. Ее удаление позволяет преждевременное развитие одной или многих боковых почек. Эти опыты произведенные в разные эпохи, позволили проверить прилистниковую натуру чешуй в этих растениях.

У симподиальных видов, все происходит обратным образом. Верхушечная почка больше не действует с нех пор, как основан побег и отпадает. Можно задержать это отпадение посредством уничтожения подверхушечной почки и таким образом вызвать вновь рост верхушечной почки. Подобный результат можно получить при усилении питания растений; это свидетельствует о том, что тормозительная роль подконецной почки проявляется в связи с изменением питания.

INTRODUCTION

Le présent travail est une étude morphologique et phyllotaxique de quelques Cupulifères. *Les espèces observées* sont parmi les plus courantes dans nos régions et ont été choisies pour leur diversité phyllotaxique. Ce sont, dans le vocabulaire usuel, le Châtaignier, le Chêne, le Hêtre et le Coudrier. Les termes Châtaignier et Chêne désignent les genres *Castanea* et *Quercus*, tandis que le Hêtre et le Coudrier correspondent aux espèces *Fagus silvatica* et *Corylus avellana*. Mais les arbres de nos forêts sont rarement des lignées pures. Il nous a été donné, par la Station du Châtaignier, à Brive, d'avoir des échantillons de diverses espèces pures : *Castanea sativa*, *mollissima* et autres, ainsi que des hybrides interspécifiques. Aucune différence phyllotaxique ou ontogénique n'a été décelée entre ces divers types et le genre *Castanea* paraît à ce point de vue très homogène. Par contre, le genre *Quercus* est plus divers ; nous avons étudié d'une part le *Quercus pubescens* et le *Quercus robur* dont les hybrides sont fréquents et qui ne présentent pas entre eux de différences morphologiques, et d'autre part le *Quercus cerris*, dont les plantules ont des caractères très différents. Chaque fois que nous emploierons le terme « Chêne », il désignera l'ensemble des 3 espèces étudiées : *Quercus cerris*, *pubescens* et *robur*.

Ce travail fait suite à une première étude phyllotaxique qui portait sur une espèce à disposition opposée décussée constante (*Evonymus japonicus*). Les 4 Cupulifères étudiées montrent des dispositions éparées, spiralées ou alternes et des anomalies plus ou moins fréquentes. Cette étude phyllotaxique a été faite de façon systématique dans les quatre genres cités plus haut.

L'application des théories phyllotaxiques dites classiques (spirale génératrice) s'est révélée laborieuse et peu convaincante. Par contre, la théorie des hélices foliaires multiples de L. PLANTEFOL présente, dans tous les cas, des solutions simples et homogènes pour l'ensemble des dispositions et pour l'ensemble des genres étudiés. Une étude ontogénique s'imposait. La compréhension du fonctionnement des méristèmes nécessitant une étude cytologique à divers stades de l'évolution méristématique, nous avons restreint le matériel et choisi pour cette étude un seul genre : *Castanea*. Ce genre a été préféré aux autres pour deux raisons : l'une, d'ordre phyllotaxique, et l'autre, d'ordre technique. D'une part, le Châtaignier présente

tous les modes de croissance (pousse courte, pousse longue et rejets) et tous les types phyllotaxiques épars : distiques et spiralés, avec tous les termes de passage entre ces différents types. D'autre part, l'obtention des coupes, difficile chez les Cupulifères en général, est un peu plus aisée chez le Châtaignier. Dans cette étude des méristèmes nous avons essayé de suivre leur évolution au cours du fonctionnement terminal formant les pousses, et au cours des fonctionnements axillaires constituant des bourgeons végétatifs ou des inflorescences.

Les inflorescences ont été étudiées non en tant que formations reproductrices, mais en tant que formations axillaires. Leur phyllotaxie a également retenu notre attention. Le devenir de leur méristème terminal présente parfois un fonctionnement qui rappelle celui des méristèmes végétatifs et à ce titre méritait une place dans une étude de l'appareil végétatif.

Enfin, les *plantules des Cupulifères* étudiées montrent des types phyllotaxiques et morphologiques différents des rameaux adultes et l'ontogénèse des feuilles primordiales a été étudiée principalement chez le Chêne et le Châtaignier.

Le but de ce travail était une connaissance des divers fonctionnements végétatifs, qui sont souvent moins bien connus chez les arbres que chez les plantes herbacées. Cette lacune est facile à expliquer par les grandes difficultés techniques que nous avons rencontrées dans l'étude des méristèmes, d'une part pour l'obtention des coupes, d'autre part pour la précision des stades importants qui se produisent avec de grands décalages d'une année à la suivante. Ces derniers sont dus aux conditions climatiques ou individuelles.

*
* *

Ce travail a été effectué dans le laboratoire de M. le Professeur PLANTEFOL et sous sa bienveillante et compréhensive direction. Je lui exprime ma profonde gratitude pour son aide et pour les conseils précieux qu'il m'a toujours prodigués avec tant de sollicitude.

Je suis très reconnaissante à M. le Professeur EICHORN d'avoir grandement facilité la publication de ce travail dans la *Revue de Cytologie et de Biologie végétales* et de m'avoir guidée dans la réalisation matérielle de l'illustration. Je le remercie en outre d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

M. le Professeur CAMEFORT m'a toujours aimablement donné conseils et encouragements et a accepté la charge d'être le rapporteur de ce travail. Je l'en remercie beaucoup.

Le sujet que m'avait primitivement suggéré M. le Professeur PLANTEFOL : « L'ontogénie de la cupule chez les Cupulifères », n'a pu être mené à bien en raison de grandes difficultés matérielles dans l'obtention du matériel. Je regrette de n'avoir pu répondre directement aux désirs de mon Maître ; j'ai la ferme intention de reprendre la question en utilisant la technique des cultures d'organes, à laquelle j'ai été initiée par M. le Professeur GAUTHERET, ce qui me permettra de suivre *in vitro* le développement des inflorescences et d'obtenir plus facilement les stades désirés.

PREMIERE PARTIE

POUSSES FEUILLÉES

APERÇU HISTORIQUE DES ETUDES PHYLLOTAXIQUES

L'historique des études phyllotaxiques antérieures à 1948 a été clairement exposé dans l'ouvrage de L. PLANTEFOL : « Les fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle ». Depuis, de nombreux mémoires suscités par cet auteur contiennent un résumé de cet historique. C'est pourquoi nous nous bornerons à quelques rappels permettant la définition de certains termes.

Les études phyllotaxiques présentent un double aspect : descriptif et explicatif.

La *phyllotaxie descriptive* comporte deux étapes : le repérage des feuilles les unes par rapport aux autres sur une même tige, et la désignation de la disposition étudiée par une formule qui permette de la comparer à d'autres et de la classer dans une catégorie. C'est à ce besoin de classement qu'obéit DE CANDOLLE, après tant d'autres, lorsqu'en 1827, dans l'« Organographie végétale », il distingue :

— les feuilles *opposées* ou *verticillées*,

— les feuilles *éparses* toujours solitaires sur un même plan horizontal et qu'il classe en :

feuilles *alternes* (feuilles 1 et 3 superposées),

feuilles en *quinconce* (superposition des feuilles 1 et 6),

feuilles en *spirale* dans les cas où un grand nombre de feuilles (supérieur à 5) sépare les feuilles superposées.

Cette nomenclature est toujours en vigueur.

La *phyllotaxie explicative* cherche à établir des lois applicables à toutes les dispositions et à tous les matériels. Son but final est d'élucider les mécanismes qui président à la mise en place des feuilles.

Ces deux aspects de la phyllotaxie ont été toujours intimement liés au point qu'il est difficile de les séparer : les théories ont toujours suivi de très près les observations ; parfois même elles les ont précédées.

En respectant l'ordre chronologique, nous allons passer en revue quelques notions qui constituent les bases de toute étude phyllotaxique.

A. — NOTION DE DIVERGENCE ET DE SPIRALE GÉNÉRATRICE

Un contemporain de DE CANDOLLE, Carl SCHIMPER, énonçait à propos du *Symphytum bulbosum*, et en généralisant à tout le règne végétal, les deux lois fondamentales de la théorie phyllotaxique classique :

1° Les feuilles *divergent* entre elles et la *divergence* entre deux feuilles successives est constante pour une même espèce.

2° Une *spirale unique* peut réunir toutes les feuilles portées par une tige : c'est la *spirale génératrice*.

La DÉTERMINATION DE LA DIVERGENCE, pour SCHIMPER, consiste à rechercher les feuilles n et $n + x$ qui sont superposées et à compter le nombre y de tours que fait la spirale entre ces deux feuilles. L'angle de divergence α

a pour valeur $\alpha = \frac{y}{x} 360^\circ$. x et y sont des nombres entiers, l'angle α est

ainsi une fraction rationnelle de la circonférence ; par exemple dans le cas de la disposition en quince, il faut deux tours de spirale pour super-

poser les feuilles n et $n + 5$, soit $\alpha = \frac{2}{5} \cdot 360^\circ = 144^\circ$.

Il n'est malheureusement pas toujours possible de déterminer exactement les superpositions surtout pour les dispositions que DE CANDOLLE qualifie de feuilles en spirale.

Les frères BRAVAIS, trouvant que la superposition des feuilles n'est pas toujours parfaite, par exemple dans le cas des feuilles *curvisériées*, ont préféré déterminer l'angle de divergence des feuilles successives. Ils ont pour cela assimilé la tige à un cylindre, l'insertion d'une feuille à un point, et ils ont fait le rapport entre la distance horizontale (d) des points correspondant aux insertions successives et la longueur (L) de la circonférence

de la tige à ce niveau. L'angle de divergence α a pour valeur $\alpha = \frac{d}{L} 360^\circ$.

Les mesures ont été faites avec minutie et les valeurs trouvées se sont révélées des fractions irrationnelles de la circonférence, au contraire de la détermination de SCHIMPER. Les frères BRAVAIS arrivent ainsi à penser que *jamais* deux feuilles ne sont exactement superposées dans le cas des feuilles curvisériées, ce qui est une exagération dans la précision.

Il est parfois délicat de déterminer les superpositions et il est bon alors de mesurer directement sur des sections transversales l'angle que forme l'axe de la feuille n avec celui de la feuille $n + 1$. On peut déterminer de façon assez précise l'axe OF d'une feuille par le milieu F de son système conducteur et par le centre O du cylindre central de la tige (Fig. 2 A). L'angle de divergence est ainsi mesuré directement par l'angle $F_n O F_{n+1}$. Il est recommandé alors de faire une encoche (E) sur la tige suivant une génératrice et de s'en servir comme repère sur les coupes transversales.

L'usage d'un microscope à platine ronde peut faciliter la mesure. Les erreurs sont de l'ordre de $\pm 5^\circ$, la difficulté essentielle étant de préciser le centre de la tige.

Insuffisances de la notion de divergence.

Certaines phyllotaxies sont difficilement définissables par leur angle de divergence, telles les *dispositions verticillées*. Par exemple le tracé de la spirale génératrice est délicat dans le cas d'une disposition opposée décussée (*Evonymus japonicus*). Les sens dextre et senestre présentent d'ailleurs les mêmes difficultés. Si on choisit par exemple le sens dextre, on pourra numérotter les feuilles d'un même verticille (cf. Fig. 1 A).

En deux tours de spirale sont superposées les feuilles :

1 et 6	d'où une divergence moyenne de	2/5	de circonférence, soit	144°
2 et 5	»	»	»	240°
3 et 8	»	»	»	144°
4 et 7	»	»	»	240°

La mesure directe entre feuilles successives montre également des variations périodiques de la divergence, mais avec des valeurs différentes : 180° entre les deux feuilles d'un même verticille et 90° entre les feuilles de deux verticilles successifs.

La notion de constance de l'angle de divergence paraît sérieusement mise en défaut, ainsi que la méthode des superpositions (SCHIMPER) pour mesurer la divergence. Pour définir la disposition opposée décussée par un angle de divergence constant, il faut, en reliant les feuilles séparées par un angle de 90° , tracer une spirale génératrice présentant tous les verticilles une importante et invraisemblable métatopie dans un même secteur (Fig. 1 B). Selon le sens choisi, dextre ou senestre, le secteur perturbé n'est pas le même et rien ne permet d'expliquer ainsi une perturbation d'une telle amplitude sur des dispositions aussi stables et régulières que les dispositions opposées décussées. *Il apparaît donc que le tracé d'une spirale génératrice reliant les feuilles successives, dans leur ordre d'apparition, ne soit pas compatible, dans les dispositions verticillées, avec un angle de divergence constant.*

Dès 1827, SACHS écrivait dans son Traité de Botanique : « La construction de la spirale génératrice est absolument impossible quand les feuilles sont disposées en verticilles simultanés... Beaucoup d'auteurs, il est vrai, appliquent aussi à ce cas les considérations tirées de la disposition spiralee parce qu'ils regardent arbitrairement les membres simultanés du verticille, comme nés successivement, mais on se ferme ainsi à soi-même le chemin pour arriver à une connaissance plus approfondie du sujet ».

Il existe aussi des *dispositions spiralées* pour lesquelles l'angle de diver-

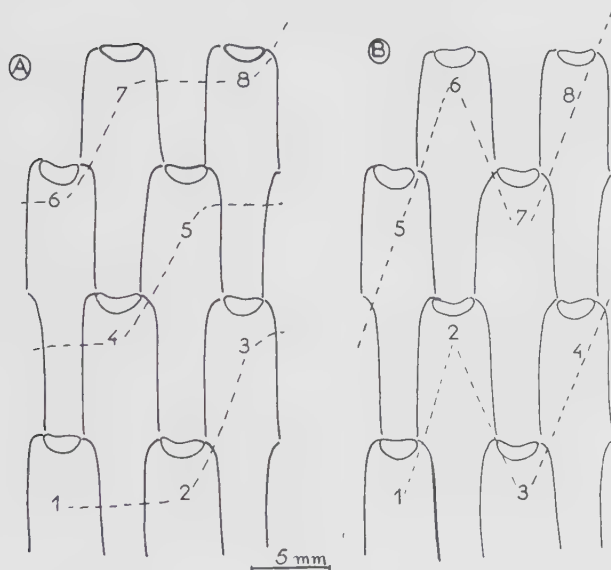


Fig. 1. — Disposition opposée décussée, chez *Evonymus japonicus*.

(A) Numérotation des feuilles suivant un tracé dextre de la spirale génératrice respectant l'ordre d'apparition des feuilles. Les différentes superpositions 1-6, 2-5, 4-7, etc... correspondent à des valeurs moyennes de l'angle de divergence différentes, respectivement 144° , 240° , 144° , etc...

(B) Numérotation des feuilles suivant un tracé dextre de la spirale génératrice respectant la constance de l'angle de divergence α . Les feuilles 3, 7...n, $n + 4$ correspondent à autant de métatopies.

Il n'est pas possible dans cette disposition de tracer une spirale unique unissant les feuilles dans leur ordre d'apparition, et le long de laquelle les feuilles successives divergent d'un angle constant.

gence est variable tout le long d'un rameau et ne peut plus en définir le type phyllotaxique.

Il est commode alors de faire des relevés *phyllotaxiques*. Ceux-ci sont la représentation des diverses insertions d'une tige dont l'écorce, supposée fendue suivant une génératrice, est étalée sur un plan. Ce développement est parfois matériellement réalisable, lorsque l'écorce d'un rameau s'enlève facilement : tel est le cas du *Corylus avellana* et parfois du *Castanea sativa*. Chez les autres plantes, il est toujours possible de faire un relevé phyllotaxique exact avec l'aide de compas à pointe sèche, de fil et de papier millimétré. On peut aussi imprégner les insertions de colorant et en faisant rouler la tige sur un papier, obtenir le décalque de la surface développée. Le recouplement de ces méthodes permet une représentation correcte de la phyllotaxie du rameau étudié.

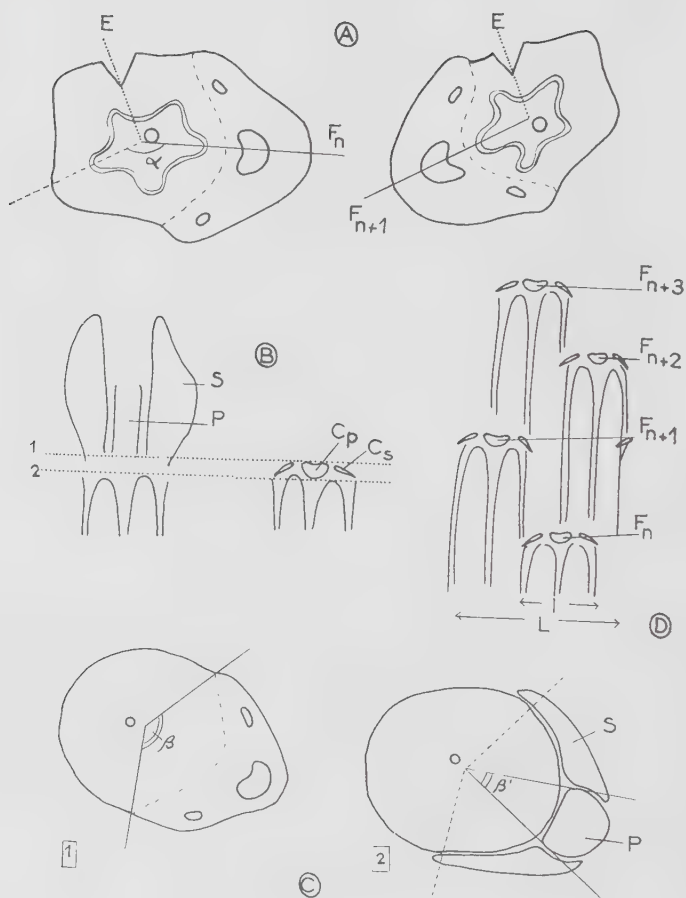


Fig. 2. — Caractéristiques phyllotaxiques chez le *Castanea sativa*.

(A) Détermination de l'angle de divergence α , à l'aide des coupes transversales au niveau de l'insertion de 2 feuilles successives F_n et F_{n+1} . — E = encoche verticale servant de repère ; O = centre du cylindre central de la tige ; F_n et F_{n+1} = milieux des systèmes vasculaires des feuilles.

(B) Insertion d'une feuille. A gauche, stipules et pétiole sont en place ; à droite, ils sont tombés. — S = stipule ; P = pétiole ; Cp = cicatrice du pétiole ; Cs = cicatrices des stipules ; 1 et 2, niveaux des coupes 1 et 2 de la figure (C).

(C) Détermination des angles d'insertion β et β' . — *Coupe 1* : niveau 1 de la figure (B), β angle d'insertion de la feuille et des stipules. — *Coupe 2* : niveau 2 de la figure (B), β' angle d'insertion de la feuille seule.

(D) Relevé phyllotaxique d'une tige de Châtaignier. — l = largeur de l'insertion sensu lato ; L = circonférence de la tige à ce niveau ; $\beta = \frac{l}{L} 360^\circ$.

Un relevé phyllotaxique exact permet la connaissance de l'angle de divergence par une méthode analogue à celle des frères BRAVAIS : $\alpha = \frac{d}{L} \times 360^\circ$. (d) est la distance horizontale ou écartement de deux feuilles successives et (L) est la largeur de la développée. On peut également y mesurer l'angle d'insertion β ; il suffit de faire le rapport entre la taille de l'insertion (l) et la circonférence (L) de la tige à ce niveau. $\beta = \frac{l}{L} \times 360^\circ$ (Fig. 2 D).

L'avantage essentiel d'un relevé phyllotaxique est dans la représentation exacte des formes des insertions et des rapports entre les feuilles, ce que L. PLANTEFOL appelle les « réalités phyllotaxiques » dans un chapitre des « *Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle* ». La notion d'angle de divergence ne rend aucun compte de la dimension et de la forme de l'insertion. A elle seule, elle semble insuffisante à définir une disposition foliaire. Si on y adjoint la notion d'angle d'insertion, on peut obtenir une représentation de la plante plus proche de la réalité.

B. — NOTION D'INSERTION

Par définition, l'angle d'insertion est l'angle au centre qui intercepte l'insertion foliaire. La feuille s'insère généralement sur la tige entre deux stipules. Ces dernières acquièrent, chez les Cupulifères étudiées, une persistance et un développement variables suivant les genres et les espèces. L'insertion de ces stipules doit-elle être comprise dans la taille de l'insertion foliaire en totalité, en partie ou pas du tout ? Une étude de la vascularisation au niveau des insertions est nécessaire. On peut, dès à présent, distinguer l'insertion *sensu lato* comprenant celle de la feuille et celles de ses stipules et l'insertion *sensu stricto* correspondant à la seule insertion du pétiole.

La mesure des angles d'insertion β correspondant aux deux types d'insertion *sensu lato* et *sensu stricto* peut se faire sur coupes transversales ; l'insertion des stipules étant souvent oblique, il est parfois nécessaire d'étudier plusieurs coupes sériées successives. La figure 2 B montre les deux niveaux [1] et [2] qui permettent de déterminer les angles β et β' . La figure 2 C représente les coupes transversales faites aux niveaux [1] et [2].

Les notions d'angle de divergence α et d'insertion β ne peuvent prétendre fournir une explication ontogénique. Elles permettent seulement dans certains cas une représentation spatiale exacte et commode de diverses dispositions foliaires.

C. — NOTION DE SEGMENT FOLIAIRE

La notion de segment foliaire a été placée par L. PLANTEFOL au nombre des *réalités phyllotaxiques* à étudier. La définition morphologique donnée est suffisamment simple pour être adaptée aux matériels les plus divers.

« La feuille se prolonge à la surface de la tige et à l'intérieur de celle-ci par des tissus qui sont directement joints à elle et dont elle semble l'épanouissement... Ces tissus sont parfois progressivement fusionnés aux tissus voisins et dans les cas extrêmes sans doute n'apparaît-il plus rien de chaque feuille à la surface de la tige. Mais, dans les cas qu'il m'a été donné d'examiner, on retrouve toujours une indication de chaque région foliaire. Ainsi est déterminée la limite d'une partie superficielle de la tige qui correspond à chaque feuille et constitue, vers la surface de celle-ci, ce qu'on peut appeler le segment foliaire ».

L. PLANTEFOL ajoute :

« Expliquer la phyllotaxie d'une tige, c'est reconnaître les rapports qui existent sur la tige réelle, entre les éléments réels, insertions foliaires, segments foliaires, cordons libéro-ligneux ».

Le raccord entre les formations vasculaires de la tige et des feuilles permet de préciser l'importance du segment foliaire, d'où l'intérêt de définir les raccords vasculaires au niveau de l'insertion, raccords qui correspondent à des fenêtres foliaires.

Définition des fenêtres foliaires.

A un niveau donné, la stèle est composée des faisceaux des feuilles supérieures et des formations caulinaires. Le système conducteur de la feuille pénètre dans la tige un peu au-dessous de l'insertion foliaire ; la stèle présente à ce niveau un déboîtement latéral de ses faisceaux ; une surface plus ou moins large, plus ou moins haute, sans faisceaux est ménagée dans la stèle en face de la feuille : c'est ce qu'on a coutume d'appeler la *fenêtre foliaire* (le *gap* des auteurs anglo-saxons).

La limite supérieure de la fenêtre foliaire est facile à préciser sur des coupes transversales, sa largeur également. Sa limite inférieure est plus imprécise. En effet, il est rare que les faisceaux foliaires se raccordent à la stèle brusquement dans un même plan horizontal. Au-dessous de l'insertion, les faisceaux foliaires suivent un trajet parallèle à celui de la stèle en face de la fenêtre. La forme générale du système vasculaire foliaire, qui était circulaire au-dessus de l'insertion, s'ouvre en arc de cercle, arc qui est de plus en plus aplati de haut en bas. Les bords de cet arc vasculaire se rapprochent de ceux de la fenêtre. Ce rapprochement est souvent retardé par la présence du système vasculaire du bourgeon axillaire qui s'intercale entre les formations de la stèle et de la feuille par deux arcs que nous appellerons les arcs gemmaires (Fig. 3 B).

Lorsque le rapprochement de ces divers systèmes conducteurs s'est produit, la stèle est d'un seul tenant, mais sa forme reste affectée par le voisinage de l'insertion. Cette déformation de la stèle est généralement visible bien au-dessous du rapprochement des faisceaux foliaires et axillaires ; on peut ainsi la déceler encore au niveau de l'insertion des feuilles sous-jacentes. C'est ainsi que sur la figure 3 B, au niveau des raccordements vasculaires de l'insertion d'ordre n , les faisceaux de l'insertion $n + 1$ forment les pointes des trois branches inférieures de la stèle. L'une de ces branches est interrompue par la fenêtre latérale (fl_1) de l'insertion n .

Il y aurait lieu de distinguer, d'une part le rapprochement des bords de la stèle et des arcs gemmaires et foliaires constituant un cylindre central continu mais déformé, d'autre part la disparition de cette déformation. Entre ces deux niveaux, les faisceaux foliaires et gemmaires sont réunis à ceux de la stèle, mais suivent un trajet parallèle à celle-ci et non le même. Sous une insertion, la continuité de la stèle est réalisée par adjonction des éléments foliaires stipulaires et axillaires ; il y a une juxtaposition des éléments conducteurs et non une incorporation. *La persistance de l'individualité spatiale des faisceaux d'une insertion, même au-dessous de la jonction avec la stèle, permet de matérialiser la notion de segment foliaire.*

D. — NOTION DE CONTIGUÏTÉ

Une observation minutieuse de diverses dispositions foliaires a conduit L. PLANTEFOL à nier énergiquement toute valeur explicative aux notions de spirale génératrice et de divergence. Il a découvert que « les feuilles sont sur les tiges, disposées sur des hélices en nombre variable... le plus souvent multiples. — Prolongées sur la tige par leur segment foliaire, les feuilles apparaissent contiguës sur une même hélice, les contacts se font suivant trois modes : la juxtaposition, le chevauchement et la superposition. — Les feuilles d'une même hélice foliaire tirent leur origine d'un même centre générateur de feuilles. — Le point végétatif comporte autant de centres générateurs de feuilles que d'hélices foliaires... ».

La notion de contiguïté est d'une extrême importance, elle implique pour l'appartenance de deux feuilles à la même hélice le contact entre leurs segments. Cette notion est à la base de la *théorie des hélices foliaires multiples*.

Dans le chapitre qui suit nous allons passer en revue les quatre matériels choisis, y décrire les types d'insertion foliaire et stipulaire, et la vascularisation dont la connaissance est très utile pour déterminer la largeur des segments foliaires, tous éléments appelés par L. PLANTEFOL les réalités phyllotaxiques.

REALITES PHYLLOTAXIQUES CHEZ LES CUPULIFERES

1°. — Réalités phyllotaxiques chez le *Quercus* sp. et le *Castanea* sp.

Chez ces deux Cupulifères, les réalités phyllotaxiques sont identiques. Les faits suivants ont été choisis chez le *Castanea*.

A. — DÉLIMITATION EXTERNE DU SEGMENT FOLIAIRE

L'insertion de la feuille et de ses stipules est nettement dessinée à la surface de la tige et reste visible longtemps après la chute de ces éléments (Fig. 3 A, C). La décortication, au sens forestier du terme, est parfois possible sur des pousses longues. C'est alors un moyen pratique d'obtenir un relevé phyllotaxique exact, mais qui est réalisable seulement sur les pousses de l'année et après fonctionnement cambial. Les insertions se prolongent sur la tige par des reliefs longitudinaux, un médian (rm) sous-jacent au pétiole et deux latéraux (rl_1 et rl_2) situés sous chaque stipule (cf. Fig. 3 A'). Sur les *pousses jeunes*, ces reliefs très importants sont dessinés par les faisceaux pétiolaires et stipulaires (F_m et FL_1 FL_2), qui ont un parcours indépendant avant d'être incorporés à la stèle. Celle-ci présente les mêmes sinuosités que l'épiderme de la tige (cf. Fig. 3 B). Nous constaterons plus loin que ces sinuosités correspondent aux raccordements vasculaires des feuilles sus-jacentes et de leurs stipules. *Par suite du fonctionnement cambial libéro-ligneux*, le contour de la stèle devient peu à peu circulaire. Les cannelures profondes s'estompent, mais des reliefs subsistent aux mêmes emplacements, marqués par des épaississements de collenchyme (cf. 2, Fig. 3 D). Ces reliefs constituent des repères précieux, indépendants de la croissance en épaisseur et qui permettent une étude correcte des rameaux âgés.

Le segment foliaire doit-il comprendre les reliefs latéraux situés sous les stipules ou est-il limité aux seuls tissus sous-jacents au pétiole ? L'étude de la vascularisation au niveau de l'insertion nous permettra d'opter pour l'une de ces deux hypothèses.

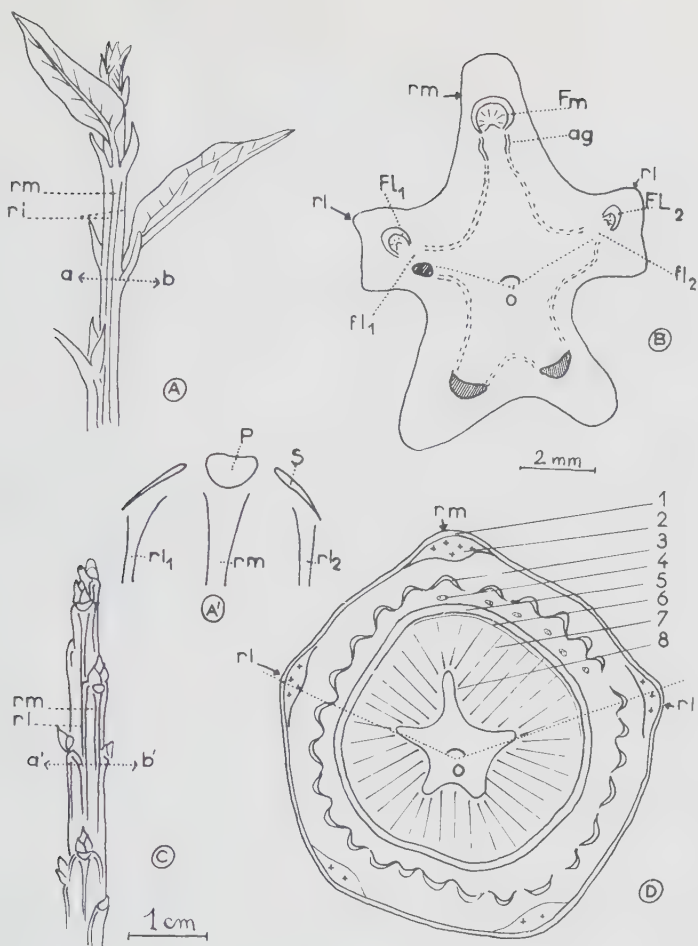


Fig. 3. — Pousse feuillée herbacée de *Castanea* sp. au printemps :

(A) Aspect externe.

(A') Détail d'une insertion pétiole et stipulaire après section de la feuille et de ses stipules.

(B) Section transversale ab de la figure (A) faite sous l'insertion. Reliefs longitudinaux des segments foliaires; rm : relief médian; rl : reliefs latéraux; Fm : faisceaux médians de la feuille n; FL₁ et FL₂ : faisceaux latéraux de la même insertion formés par la réunion des faisceaux stipulaires et de certains faisceaux pétioles (cf. Fig. 4 B); fl₁ et fl₂ : fenêtres latérales servant au raccordement des faisceaux latéraux; O : centre de la stèle; fl₁Of₂ : angle d'insertion vasculaire. Les faisceaux médians provenant du pétiole sont juxtaposés aux deux arcs vasculaires provenant du bourgeon axillaire (ag), la stèle à cet endroit est continue mais très déformée. La fenêtre médiane est située un peu plus haut que les fenêtres latérales. En hachures, les faisceaux de l'insertion n + 1.

Rameau de *Castanea* sp. en hiver :

(C) Aspect externe.

(D) Section transversale a'b' de la fig. C. 1 : épiderme; 2 : collenchyme; 3 : fibres périlibériennes corticales; 4 : massifs criblés primaires; 5 : liber; 6 : zone cambiale; 7 : bois; 8 : pôles ligneux primaires.

Les angles formés par les branches de la stèle qui correspondent aux angles de vascularisation des feuilles supérieures gardent les mêmes valeurs avant et après fonctionnement cambial. Des épaississements collenchymateux se forment en face de chaque branche de la stèle et constituent des reliefs dont la position est ainsi identique sur les pousses feuillées et sur les rameaux âgés.

B. — VASCULARISATION AU NIVEAU DES INSERTIONS

La section du pétiole un peu au-dessus de l'insertion (Fig. 4 A) montre de gros faisceaux médio-dorsaux (Fmd) à orientation normale (xylème vers la face supérieure) et d'autres plus petits, ventraux (Flv) dont la disposition est inverse des premiers. Sur la section des stipules on peut voir de trois à cinq faisceaux (Fs) d'égale importance (Fig. 4 B) et orientés comme les faisceaux médio-dorsaux.

Au niveau de l'insertion pétiolaire, les faisceaux médio-dorsaux (Fmd) se raccordent à la stèle par une large fenêtre foliaire (fm). Les petits faisceaux ventraux prennent à ce niveau une position latérale d'où leur appellation (faisceaux latéro-ventraux, Flv) et s'unissent de chaque côté à l'ensemble des faisceaux de la stipule voisine. Les deux faisceaux latéraux (FL₁ et FL₂) ainsi constitués s'incorporent à la stèle par deux fenêtres latérales fl₁ et fl₂ (cf. Fig. 3 B et 4 B).

La réunion de certains faisceaux pétiolaires (Flv) avec la totalité des faisceaux stipulaires montre le *lien étroit existant entre la feuille et ses stipules* et implique leur groupement. Le segment foliaire, qui est la prolongation des tissus de la feuille sur la tige, contient obligatoirement tous les faisceaux du pétiole, et en particulier ceux des faisceaux latéraux. Le segment foliaire comprend ainsi les reliefs latéraux rl₁ et rl₂ visibles sous les stipules.

L'écartement des deux fenêtres latérales fl₁ et fl₂ peut être mesuré par l'angle au centre fl₁Ofl₂ que nous appellerons l'*angle d'insertion vasculaire* ou *angle de raccordement* des faisceaux latéraux ; sa valeur fournit une limite inférieure à l'angle d'insertion du segment foliaire. La connaissance de cet angle est souvent très utile, surtout lorsque rien ne dessine les limites des segments foliaires à la surface des tiges, comme c'est le cas chez le *Fagus silvatica* ou le *Corylus avellana*.

2°. — Réalités phyllotaxiques chez le *Corylus avellana*

A. — DÉLIMITATION EXTERNE DU SEGMENT FOLIAIRE

Nous venons de voir combien les relevés phyllotaxiques sont facilités chez le *Castanea* par la présence constante, à la surface des tiges, de reliefs externes dessinant les segments foliaires sous les insertions. Ce fait permet une étude phyllotaxique valable aussi bien sur les rameaux âgés de plusieurs années que sur les jeunes pousses feuillées.

Chez le *Corylus avellana*, par contre, les segments ne sont pas dessinés

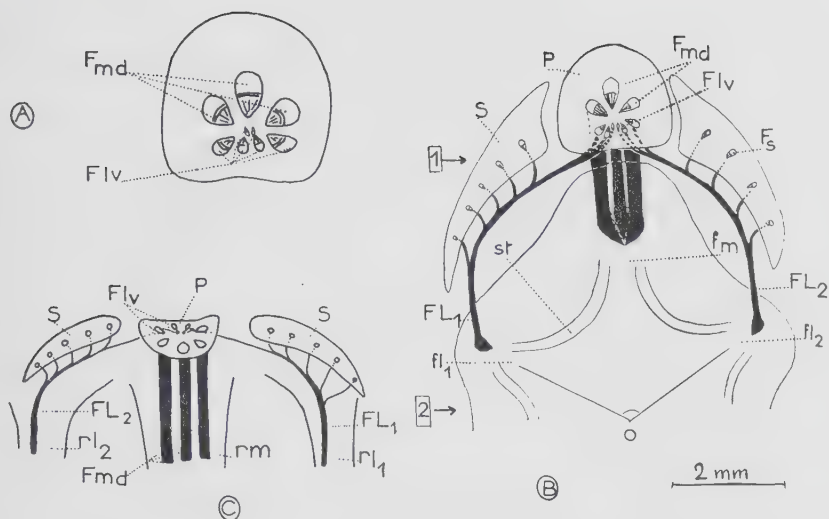


Fig. 4. — Etude de la vascularisation au niveau d'une insertion foliaire de *Castanea sativa*.

(A) Section transversale du pétiole au-dessus de l'insertion. Remarquer la disposition inversée des faisceaux latéro-ventraux (Flv) par rapport aux faisceaux médio-dorsaux (Fmd).

(B) Sur ce schéma ont été représentées deux portions de coupes transversales faites au voisinage d'une feuille et de ses stipules, l'une [1] à quelques μ au-dessus, l'autre [2] à quelques μ au-dessous. — Sur la coupe supérieure [1] le pétiole (P), les stipules (S) et leurs faisceaux sont représentés en section. Les trajets de ces faisceaux entre les deux coupes sont figurés en épais traits noirs. Les deux faisceaux latéraux FL_1 et FL_2 sont constitués par la réunion des faisceaux pétioles Flv et des faisceaux stipulaires Fs. (On pourrait aussi bien dire que les faisceaux latéraux FL se ramifient en faisceaux stipulaires et pétioles.) — Sur la coupe inférieure [2] la stèle est représentée en section (st), elle est interrompue en face des faisceaux de la feuille et des stipules par trois fenêtres fm, fl_1 , fl_2 . La fenêtre médiane fm est plus grande et plus haute que les fenêtres latérales fl, elle est aussi située à un niveau un peu plus élevé, le raccordement des faisceaux Fmd se faisant plus près de l'insertion que celui des faisceaux FL. Néanmoins le bas de la fenêtre médiane est sensiblement sur le même plan horizontal que les fenêtres latérales, ce qui explique la présence sur cette coupe des 3 fenêtres, tandis que seules les fenêtres fl étaient visibles sur la coupe fig. 3 B dont le plan était un peu plus éloigné de l'insertion. — L'angle fl_1Of_2 représente l'angle d'insertion vasculaire de la feuille, O est le centre de la stèle.

(C) Ce schéma représente l'aspect externe d'une insertion foliaire et stipulaire, l'écorce de la tige étant supposée transparente pour montrer les faisceaux sous-jacents. On peut voir que les faisceaux latéraux FL_1 et FL_2 comportent des éléments pétioles Flv; ceci implique que le segment foliaire contienne ces deux faisceaux; les deux reliefs latéraux rl_1 et rl_2 limitent donc latéralement le segment foliaire, rm = relief médian sous-jacent au pétiole.

à la surface des tiges : aucun relief net ne prolonge les insertions vers le bas. Les cicatrices foliaires et stipulaires sont ainsi les seuls repères externes. Or, nous avons constaté que ces repères ne sont plus utilisables sur les rameaux affectés par la croissance en épaisseur.

Considérons, en effet, un rejet de l'année, porteur d'une vingtaine de feuilles et dont la phyllotaxie, distique, est régulière de la base au sommet. La croissance en épaisseur n'a pas la même importance aux divers niveaux du rejet dont le diamètre est de 6 mm à la base et de 2 mm au-dessous du bourgeon terminal. L'insertion du pétiole seul (l_1) varie très peu, tandis que l'insertion du pétiole et de ses deux stipules (l_2) est plus large vers le bas du rameau qu'au sommet, mais ne s'accroît pas autant que la circonférence (L) ; c'est ainsi que les angles d'insertion paraissent plus faibles à la base du rameau dans les portions âgées, qu'au sommet dans les portions jeunes. Les contacts entre les feuilles paraissent alors différents suivant le niveau du rameau étudié.

C'est pourquoi nous avons cherché d'autres repères qui soient indépendants de la croissance en épaisseur. Il est possible d'écorcer la tige, au sens forestier du terme, et d'en obtenir ainsi matériellement la *surface développée*. Sur la face interne de cette écorce (Fig. 5 A, B), les insertions foliaires sont marquées par les orifices ou fenêtres correspondant au passage des faisceaux des stipules, du pétiole (fm et fl) et du bourgeon axillaire (fg). On voit également de fines stries longitudinales (st) dues à la présence de fibres sclérifiées périlibériennes qui, au niveau de chaque insertion, s'écartent de part et d'autre des orifices pétiolaires et gemmaires. Dans les portions jeunes (Fig. 5 A), toutes les stries suivent des trajets presque rectilignes. Dans les portions âgées (Fig. 5 B), à la base du rejet, certaines stries (a) dessinent des sinuosités autour de chaque insertion en se rapprochant des orifices stipulaires ; d'autres stries (b) extérieures à l'insertion sont rectilignes. La distance horizontale (d) qui sépare ces stries droites (b) s'accroît dans les mêmes proportions que la circonférence (L) du rejet. Dans l'exemple choisi, (d) est à peine plus grand que la moitié de (L) ce qui correspond à un angle d'insertion légèrement supérieur à 180° . Les jeunes feuilles contenues dans le bourgeon terminal du rejet ont un angle d'insertion du même ordre de grandeur, compris entre 180° et 200° .

B. — ETUDE DE LA VASCULARISATION

Au niveau de l'insertion des feuilles et des stipules, la vascularisation est comparable à celle qui a été décrite chez le *Castanea*. La présence de trois fenêtres au niveau de l'insertion est, d'ailleurs, un caractère commun aux quatre Cupulifères étudiées. Chez le *Corylus*, les deux fenêtres latérales sont diamétralement opposées (Fig. 5 C) ; l'angle de raccordement des faisceaux latéraux est de 180° , ce qui implique un angle d'insertion légèrement supérieur.

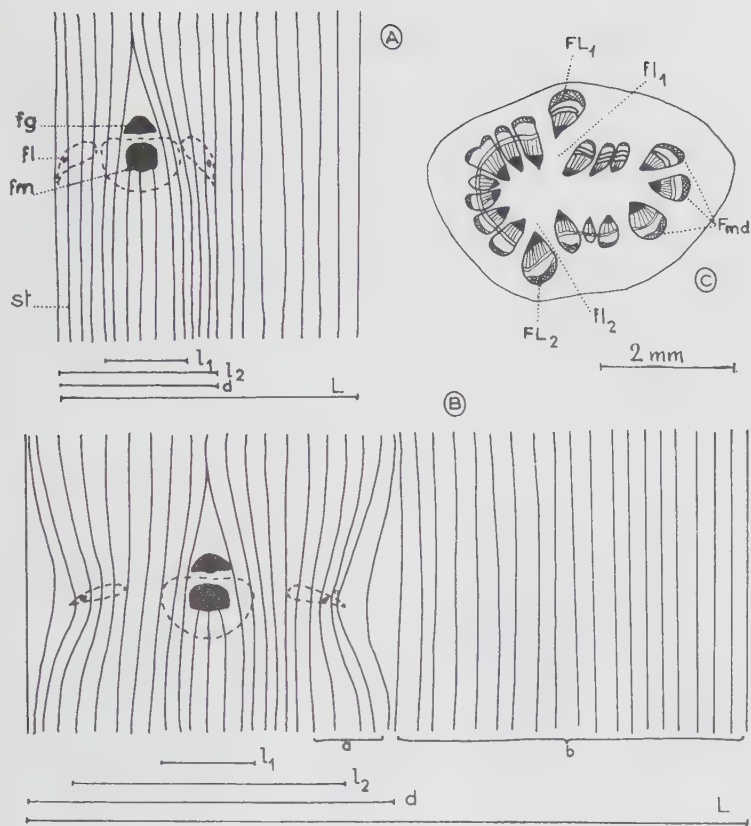


Fig. 5. — Réalités phyllotaxiques chez le *Corylus aveliana*.

(A - B) Face interne de l'écorce, au sens forestier, d'un rejet de *Corylus aveliana* au niveau de deux insertions : (A) 12^e feuille, (B) 2^e feuille formées. — fg : fenêtre gemmaire permettant le passage des faisceaux du bourgeon axillaire ; fm : fenêtre médiane ; fl : fenêtres latérales, permettant les raccordements vasculaires de la feuille et de ses stipules dont l'emplacement, visible sur la face interne de l'écorce, est figuré en tiret ; st : fines stries longitudinales dont certaines (a) sont déformées au niveau de chaque insertion, et d'autres (b) restent rectilignes ; l_1 : dimension de l'insertion *sensu stricto* (pétiole seul) ; l_2 : dimension de l'insertion *sensu lato* (pétiole et stipules) ; d : distance horizontale séparant les stries rectilignes (b) de chaque côté de l'insertion ; L : largeur de la développée = circonférence du rameau.

(C) Coupe transversale sous l'insertion de la feuille 12 d'un autre rejet : les deux fenêtres latérales fl_1 , fl_2 , sont opposées.

3°. — Réalités phyllotaxiques chez le *Fagus silvatica*

A. — DÉLIMITATION EXTERNE DU SEGMENT FOLIAIRE

L'aspect externe d'un rameau de Hêtre montre une insertion pétiolaire encadrée de deux longues insertions stipulaires souvent inégales. Les deux stipules d'une même feuille se rejoignent et parfois se chevauchent ; l'insertion *sensu lato* (feuille + stipules) est voisine de 360° , tandis que l'insertion *sensu stricto* (pétiole seul) est de 20° à 30° . Aucun relief net visible à la surface du rameau ne permet une délimitation externe des segments foliaires comme chez le *Quercus* ou le *Castanea*. Par ailleurs, la décortication des rameaux n'est pas réalisable facilement.

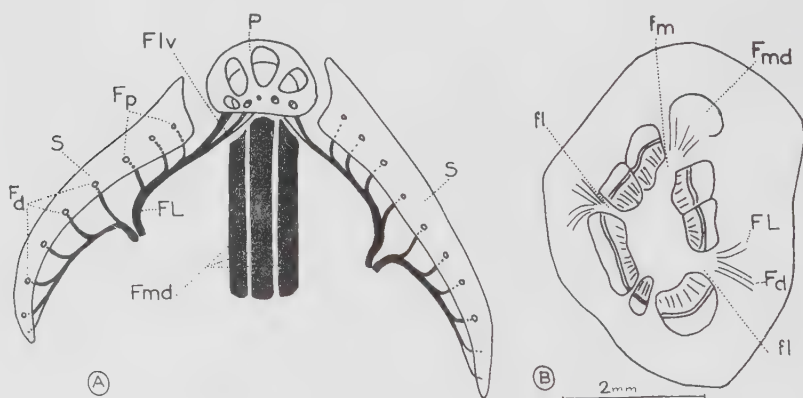


Fig. 6. — Vascularisation au niveau d'une insertion foliaire de *Fagus silvatica*.

(A) Schéma comparable à celui de la Fig. 4 B, mais pour la clarté du dessin les stipules qui normalement se bouclent en une circonférence ont été largement écartées ; c'est pourquoi la coupe de la stèle au niveau des raccords a été représentée à part sur la Fig. (B). Sous la section du pétiole et de ses stipules, pratiquée au-dessus de l'insertion, sont tracés en gros traits noirs les trajets des faisceaux au-dessus de leur raccordement à la stèle. Les faisceaux pétiolaires médio-dorsaux *Fmd* sont rectilignes, tandis que les faisceaux pétiolaires latéro-ventraux *Flv* s'unissent aux faisceaux stipulaires proximaux formant les faisceaux latéraux *FL*. Les autres faisceaux stipulaires distaux *Fd* se joignent entre eux avant pénétration dans la stèle par les mêmes fenêtres latérales que les faisceaux latéraux.

(B) Coupe transversale sous l'insertion au niveau des raccords vasculaires. Les deux fenêtres latérales *fl* sont opposées comme chez le *Corylus* ; elles permettent le passage des faisceaux latéraux *FL* et des faisceaux stipulaires distaux *Fd*.

B. — ETUDE DE LA VASCULARISATION AU NIVEAU DE L'INSERTION

Considérons l'insertion d'une feuille et de ses stipules sur la pousse feuillée d'un arbre (cf. Fig. 6 A et B). Les faisceaux pétioulaires ont le même trajet que chez le *Castanea*.

Par contre, la vascularisation des stipules diffère partiellement de celle des trois autres Cupulifères étudiées. On peut, en effet, distinguer *deux sortes de faisceaux stipulaires* :

— les uns, *proximaux* (Fp), rejoignent les faisceaux latéro-ventraux (Flv) du pétiole comme dans les cas précédents et constituent les faisceaux latéraux (FL) ;

— les autres, *distaux* (Fd), se réunissent entre eux avant leur raccordement à la stèle.

Les fenêtres latérales (fl) servent à l'incorporation à la stèle des faisceaux latéraux (FL) et des faisceaux stipulaires distaux (Fd). L'angle d'insertion vasculaire est de l'ordre de 180° .

C. — DÉFINITION DU SEGMENT FOLIAIRE

Le segment foliaire a été défini par L. PLANTEFOL comme « la partie superficielle de la tige qui correspond à chaque feuille ». La comparaison des rapports entre le segment foliaire externe du Châtaignier et la vascularisation du niveau de l'insertion a montré que le segment foliaire comprend les faisceaux latéraux et que sa largeur est légèrement supérieure à l'arc limité par ces faisceaux. Cette constatation peut-elle permettre par analogie d'évaluer le segment foliaire chez le Hêtre ? On pourrait ainsi lui attribuer une valeur légèrement supérieure à l'angle d'insertion des faisceaux latéraux, soit un peu plus de 180° , environ 200° comme chez le Coudrier. En fait, on peut seulement affirmer que chez le *Fagus silvatica* le segment foliaire a un angle au centre supérieur à l'angle d'insertion vasculaire (180°) et inférieur à l'angle d'insertion sensu lato (360°).

Conclusions

Les réalités phyllotaxiques des quatre Cupulifères citées sont plus ou moins précises. Le meilleur matériel phyllotaxique est celui pour lequel les insertions foliaires et les segments sont les plus nets sur la tige, permettant une étude externe sans ambiguïté ; cette étude peut être grandement facilitée lorsque, de plus, la décortication est possible. Le genre *Castanea* réunit toutes ces conditions ; c'est un matériel phyllotaxique de choix. Après lui vient le genre *Quercus*, pour la netteté de ses insertions et de ses segments, puis le *Corylus avellana*, grâce à la possibilité de décortication. Le *Fagus silvatica* est un matériel ingrat, pour lequel l'étude de la vascularisation est le seul recours précis permettant, par analogie avec les autres espèces, une délimitation probable du segment foliaire.

PRINCIPAUX TYPES PHYLLOTAXIQUES RENCONTRES

Les rameaux de Cupulifères étudiés montrent des types phyllotaxiques divers qui entrent dans le cadre « *feuilles éparses* » de la classification de DE CANDOLLE : sur un même plan horizontal, chaque feuille est solitaire.

On peut y distinguer deux types de dispositions :

I. — Dans un premier type phyllotaxique, les feuilles sont disposées *suivant deux génératrices*, c'est la *disposition alterne* de DE CANDOLLE (superposition des feuilles n et $n + 2$). Ce mode phyllotaxique *distique* présente des variantes, suivant la position des deux génératrices qui sont soit diamétralement opposées, soit plus ou moins rapprochées sur une face du rameau.

II. — Le deuxième type phyllotaxique comporte des dispositions où les feuilles sont insérées *sur tout le pourtour du rameau*, généralement sur une spirale : *disposition spiralée* ; les superpositions sont souvent difficiles à préciser, elles se font approximativement, soit entre les feuilles n et $n + 3$, chez le Coudrier par exemple, soit entre les feuilles n et $n + 5$, chez le Châtaignier.

Nous conviendrons de désigner sous le terme « disposition distique » le premier type phyllotaxique et par le terme « disposition spiralée » le deuxième type.

I. — TYPE ALTERNE DISTIQUE

1°. — Disposition distique chez le *Castanea sativa*

A. — CARACTÉRISTIQUES PHYLLOTAXIQUES

a) Valeur des angles d'insertion et de divergence.

Chez le Châtaignier, la disposition distique est rarement observable à l'état pur (feuilles disposées sur deux génératrices exactement opposées). En fait, les segments foliaires se chevauchent sur une face du rameau, laissant sur l'autre face un intersegment plus ou moins large qui est représenté en ponctué sur la Fig. 7 A. Les segments foliaires sont larges ; il leur correspond un *angle d'insertion* qui varie entre 160° et 180° . Les feuilles F_n

et F_{n+2} sont superposées, ce qui implique un *angle de divergence moyen* de 180° ; mais la mesure directe de cet angle entre les feuilles successives F_n et F_{n+1} , faite sans inversion du sens d'enroulement de la spirale génératrice, fournit des valeurs de α oscillant de façon régulière autour de 180° par exemple : $150^\circ - 210^\circ - 150^\circ - 210^\circ \dots$

Ce mode de disposition (1) avec *prédominance des insertions sur la face inférieure de la tige* est particulièrement accentué sur les rameaux plagiotropes, rameaux pendants des arbres de plein jet ou rameaux latéraux de

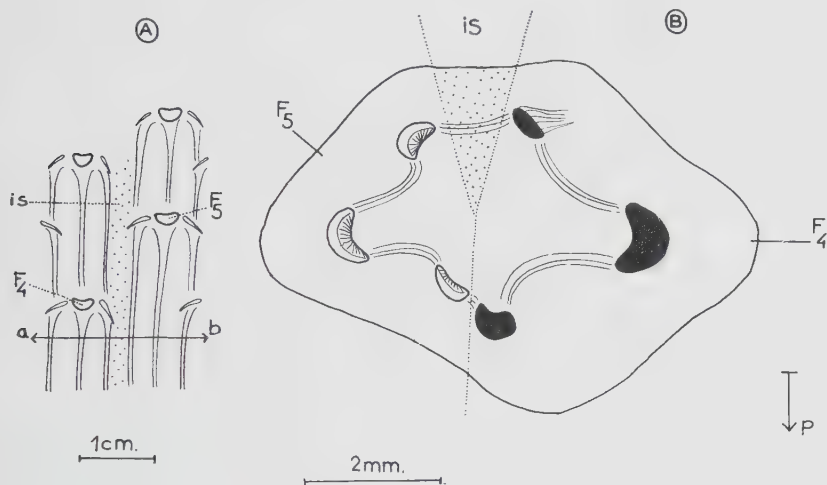


Fig. 7. — Disposition plagiotrope-distique chez le *Castanea*.

(A) Relevé phyllotaxique d'une portion de rameau plagiotrope de *Castanea* ; l'intersegment (is) visible sur la face supérieure de la tige est en ponctué.

(B) Vascularisation des segments de feuilles successives F_4 et F_5 . Coupe transversale suivant ab de la figure (A), le secteur libre correspondant à l'intersegment (is) est en ponctué. La flèche P représente la direction de la pesanteur.

rejets. Les reliefs très marqués sur la face supérieure y limitent un intersegment continu dont la largeur peut atteindre le tiers de celle d'un segment, parfois même la moitié. La disposition distique pure est un cas limite. Les dispositions alternes du Châtaignier oscillent entre ces deux cas limites ; la largeur de l'intersegment de la face supérieure varie entre 0 et la moitié d'un segment.

Cette disposition caractérisée par une prédominance des formations sur la face inférieure est si fréquente et si marquée chez les rameaux plagiotropes que nous l'avons appelée la *disposition plagiotrope-distique*.

(1) La disposition distique est qualifiée, dans les Traités de Morphologie ou dans les publications anciennes, d'organisation dorsiventrale, et la prédominance des insertions vers la face inférieure du rameau a été appelée par F. Bugnon « le mode apotrope de dorsiventralité » : cf. *C. R. Acad. Sci.*, 231, 1950, p. 982.

b) *Vascularisation au niveau des insertions.*

La figure 7 B montre une coupe transversale sous l'insertion de la feuille 4. Les faisceaux latéraux, gauche de la feuille 4 et droit de la feuille 5, sont voisins tandis que les faisceaux latéraux, droit de la feuille 4 et gauche de la feuille 5, sont écartés, séparés par un secteur libre correspondant à l'intersegment (is).

Tout le long de la tige d'un rameau plagiotrope, on peut observer sur coupes transversales la forme d'étoile à cinq branches de la stèle. La branche située à la face inférieure du rameau est constituée par les faisceaux latéraux des feuilles successives, tandis que chacune des quatre autres branches ne comporte qu'un des faisceaux de chaque insertion.

B. — INTERPRÉTATION PHYLOTAXIQUE DE LA DISPOSITION
PLAGIOTROPE-DISTIQUE

L'interprétation par une spirale génératrice unique reliant des feuilles successives séparées par un même angle de divergence est à écarter eu égard aux variations de cet angle et à ses oscillations régulières.

Par contre, le mode de contiguïté des feuilles permet plusieurs interprétations d'après la théorie des hélices foliaires multiples.

Le chevauchement des feuilles n et $n + 1$ peut être interprété par la présence d'une seule hélice foliaire, dont le trajet en zig-zag suivrait la face inférieure du rameau. Les écarts angulaires (1) y seraient importants, voisins de 145° . Cette solution n'est pas adoptable pour la disposition distique pure qui ne connaît pas de chevauchement et parfois pas de juxtaposition.

Le tracé de deux hélices foliaires redressées en orthostiques correspondant aux deux génératrices d'insertion des feuilles est possible. La contiguïté est alors réalisée par complète superposition, aussi bien pour la disposition distique pure que pour la disposition plagiotrope-distique.

L'interprétation par 2 hélices foliaires redressées en orthostiques est donc la seule qui puisse être appliquée à la fois à la disposition plagiotrope-distique et à son cas limite, la disposition distique pure.

C. — RÉPARTITION DE LA DISPOSITION DISTIQUE

La disposition distique est fréquente chez le Châtaignier. Elle n'y est pas exclusive. Elle intéresse la base des rameaux latéraux et se trouve aussi bien sur les pousses d'arbres que sur les rejets, mais n'existe généralement pas sur les plants de première année.

(1) L'écart angulaire γ est l'angle dont divergent les feuilles d'une même hélice. La connaissance de l'écart angulaire peut être utile dans certains cas.

2°. — Disposition distique chez le *Corylus avellana*

A. — CARACTÉRISTIQUES

a) Angle de divergence.

La figure 8 A montre le relevé phyllotaxique des insertions foliaires, stipules comprises, d'un rameau plagiotrope de *Corylus avellana*.

L'exacte superposition des feuilles n et $n + 4$ par deux tours de spire implique un angle de divergence moyen $\alpha = \frac{2}{4} \times 360^\circ = 180^\circ$.

Cet angle, mesuré d'une feuille à la suivante, montre des variations périodiques ($180^\circ - 190^\circ - 160^\circ - 190^\circ - 180^\circ$) visibles sur la courbe de la figure 8 B.

b) Angle d'insertion et contiguïté des feuilles successives.

L'angle d'insertion, feuilles et stipules, est supérieur à 180° en moyenne, il atteint parfois 200° . Les rapports de contiguïté des feuilles successives sont différents sur les faces inférieure et supérieure du rameau. Sur la face inférieure (I), les feuilles se chevauchent légèrement (18 - 19) (Fig. 8 A) ou sont juxtaposées (20 - 21). Sur la face supérieure (S), il n'y a jamais chevauchement, les feuilles sont juxtaposées (20-21) ou séparées par un intersegment (18 - 19).

La prédominance des insertions à la face inférieure du rameau a déjà été observée chez le *Castanea*; par contre, l'intersegment continu sur la face supérieure du rameau, tel qu'il est visible chez le *Castanea*, n'existe pas chez le *Corylus*.

c) La vascularisation des feuilles successives dans les segments montre la fréquente juxtaposition des faisceaux latéraux et, plus souvent, leur chevauchement sur la face inférieure (cf. Fig. 8 D).

B. — INTERPRÉTATION PHYLLOTAXIQUE

Les variations de l'angle de divergence le long de la spirale, quel que soit le sens d'enroulement choisi, obligent à écarter l'interprétation classique, et ceci d'autant plus que le rameau étudié présente, au long de ses 25 feuilles, une remarquable stabilité phyllotaxique, excluant des variations du mode de fonctionnement méristématique.

Pour une raison identique, la possibilité d'une seule hélice foliaire présente également des difficultés. La notion de contiguïté implique un tracé

en zig-zag pour lequel les écarts angulaires sont variables de façon périodique : $180^\circ - 170^\circ - 160^\circ - 180^\circ$. La contiguïté le long de cette unique hélice est réalisée tantôt par chevauchement (17-18) (18-19), tantôt par juxtaposition (20-21).

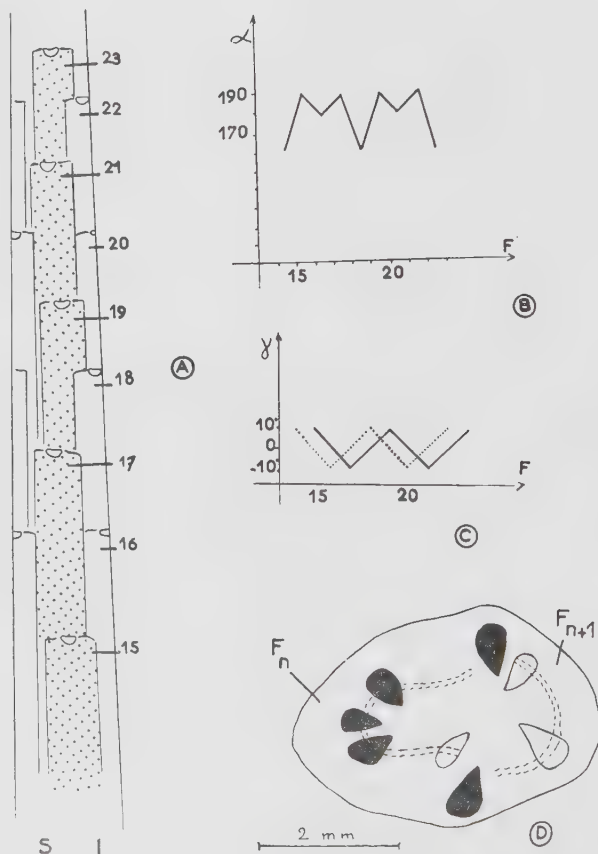


Fig. 8. — Disposition plagiotrope-distique chez le *Corylus avellana*.

(A) Relevé phyllotaxique des insertions foliaires *sensu lato* (feuilles stipulées). S = face supérieure; I — face inférieure du rameau. En pointillé le tracé vraisemblable d'une des 2 hélices foliaires.

(B) Courbe représentant les variations de l'angle de divergence α le long du rameau.

(C) Oscillations de l'écart angulaire γ le long des deux hélices foliaires redressées. (En abscisses de ces graphiques les numéros des feuilles dans l'ordre d'apparition.)

(D) Vascularisation des segments foliaires de deux feuilles successives F_n et F_{n+1} . Les faisceaux appartenant à la feuille F sont en noir, ceux de la feuille F_{n+1} sont en blanc.

Le tracé de 2 *hélices foliaires* correspondant aux deux lignes apparentes sur lesquelles les feuilles sont disposées ne soulève pas de difficultés. Sur ces deux hélices en léger zig-zag, les écarts angulaires γ sont petits et constants ; leur valeur moyenne est de 10° (Fig. 8 C). La contiguïté le long des 2 hélices est ainsi réalisée par des chevauchements de même importance, qui se font alternativement d'un côté et de l'autre (Fig. 8 A).

On ne peut tracer 3 *hélices foliaires*, 15 n'ayant aucun contact avec 18 et 18 aucun avec 21 ; de plus, la possibilité de 4 *hélices* redressées en orthostiques parfaites doit être écartée, étant donnée l'absence de contact entre les feuilles n et $n + 4$.

La solution logique est donc *l'existence de 2 hélices foliaires en léger zig-zag redressé* le long desquelles la contiguïté est réalisée par un chevauchement important (plus des $7/8$ de la largeur du segment).

C. — RÉPARTITION DE CETTE DISPOSITION CHEZ LE *Corylus*

La disposition plagiotope-distique, définie précédemment, est très fréquente chez le *Corylus* ; on la trouve de façon régulière sur les rameaux végétatifs ou florifères des arbres de plein jet, ainsi que sur les rejets (l'exemple choisi pour la description du type est un rejet). Néanmoins, les rejets présentent parfois une disposition du type spiralé que nous étudions plus loin.

3°. — Disposition distique chez le *Fagus silvatica*

A. — RÉPARTITION

Mis à part les jeunes plants obtenus par germination, *tous les rameaux de Hêtre sont distiques* et plagiotropes, y compris les très rares rejets observés. Il eût été sans doute plus logique de définir cette disposition chez le Hêtre, étant donnée sa constance. Mais le Châtaignier et le Coudrier présentent des éléments morphologiques plus nets et plus facilement interprétables ; c'est pourquoi nous avons décrit d'abord ces espèces.

B. — CARACTÉRISTIQUES

a) Angle de divergence.

La disposition distique n'existe pas à l'état pur chez le *Fagus silvatica*. Les feuilles sont insérées suivant deux génératrices sur la face inférieure du rameau comme chez le *Castanea sativa* : c'est une disposition *plagio-*

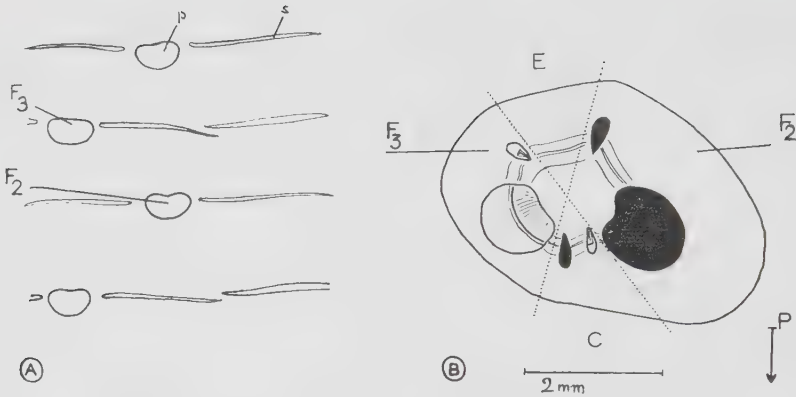


Fig. 9. — Disposition plagiotope-distique chez le *Fagus silvatica*.

(A) Relevé phyllotaxique d'un rameau de *Fagus silvatica*. Les limites des segments foliaires ne sont pas visibles extérieurement (p : cicatrice foliaire ; s : cicatrice stipulaire).

(B) Vascularisation des segments de deux feuilles successives. Coupe transversale montrant sur la face inférieure le chevauchement (C) des faisceaux latéraux des feuilles F₂ et F₃ et leur écartement (E) sur la face supérieure. Les faisceaux de la feuille F₂ sont en noir. Il n'y a pas véritablement un intersegment, mais simplement une prédominance des insertions sur la face inférieure.

La flèche indique la direction de la pesanteur P.

trophe-distique (Fig. 9 A). L'angle de divergence subit les mêmes oscillations que celles observées chez le Châtaignier : 150° - 210° - 150° - 210°...

b) Vascularisation au niveau des insertions.

L'angle de raccordement des faisceaux latéraux d'une même feuille est de 180° environ (Fig. 9 B). Sur la face inférieure du rameau, le raccordement des faisceaux latéraux gauche de F₂ et droit de F₃ se fait dans deux plans verticaux différents, avec un chevauchement assez important, tandis que sur la face supérieure les faisceaux latéraux droit de F₂ et gauche de F₃ pénètrent dans la stèle par d'étroites fenêtres foliaires bien séparées (Fig. 9 B). La stèle ne présente pas la disposition en étoile à 5 branches, caractéristique du Châtaignier.

C. — INTERPRÉTATION PHYLLOTAXIQUE

Suivant la valeur attribuée au segment foliaire (360°, insertion *sensu lato*, ou 180°, écartement des fenêtres latérales au niveau de l'insertion), les contacts entre les diverses feuilles sont différents et l'interprétation phyllotaxique aussi.

— Si on considère que le *segment* correspond à l'insertion de 360° , seule la solution de l'hélice foliaire *unique* est possible, en l'absence de tout contact entre F_n et F_{n+2} .

— Si on limite la largeur du segment à l'écartement des fenêtres latérales de l'insertion, ce qui correspond à un peu plus de 180° , deux interprétations sont possibles :

— une hélice foliaire sur laquelle les contacts sont assurés par des chevauchements vasculaires (C) situés à la face inférieure du rameau (Fig. 9 B);

— deux hélices foliaires très redressées.

D. — COMPARAISON AVEC LA DISPOSITION PLAGIOTROPE DU *Castanea*

a) Les ressemblances entre les deux dispositions peuvent être résumées de la façon suivante :

— prédominance caractéristique des feuilles sur la face inférieure du rameau ;

— superposition des feuilles n et $n + 2$;

— présence, à la face supérieure du rameau, d'une bande longitudinale extérieure aux faisceaux latéraux, bande (E) qui correspond à l'intersegment (IS) si nettement dessiné à la face supérieure des rameaux du *Castanea* (cf. Fig. 7 A et 9 B).

b) Par contre, le chevauchement (c), à la face inférieure, des faisceaux latéraux des feuilles successives observable chez le *Fagus*, n'existe pas chez le *Castanea*.

La grande dimension des insertions et des segments foliaires permet toujours, chez le *Fagus silvatica*, la possibilité d'une seule hélice foliaire.

CONCLUSION A L'ÉTUDE DES DISPOSITIONS DISTIQUES

Les dispositions distiques des Cupulifères étudiées présentent en caractère commun une *prédominance de l'insertion des feuilles vers la face inférieure du rameau*. Les différences entre la phyllotaxie de chacune des espèces sont dues à la dimension des insertions qui est de 170° en moyenne pour le Châtaignier, supérieure à 180° pour le Coudrier, et de l'ordre de 360° pour le Hêtre. Les contacts entre les feuilles sont ainsi différents, ce qui laisse le choix entre deux interprétations phyllotaxiques : une hélice foliaire en zig-zag à la face inférieure du rameau, ou deux hélices foliaires redressées. La plus grande probabilité est la présence de *deux hélices*.

L'expérience consistant à supprimer un centre générateur a été tentée sans résultats, la phyllotaxie du rameau n'est pas modifiée. Les matériels employés ont été le Châtaignier et le Coudrier : le Hêtre n'a pu être utilisé

pour des raisons matérielles, petitesse du méristème et fragilité de l'axe ne permettant pas facilement la mise à nu du point végétatif. Il y aurait lieu dans ce domaine de persévérer avec un équipement de microchirurgie.

4°. — Variante de la disposition plagiotrope-distique

Il est possible d'observer une variation de la disposition plagiotrope-distique plus fréquente chez le Coudrier, mais parfois visible sur de très courtes portions de rameaux de Hêtre ou de Châtaignier.

A. — DESCRIPTION DE CETTE VARIANTE CHEZ LE *Corylus avellana*

Certains rejets de Coudrier présentent à leur base et à leur extrémité deux dispositions légèrement différentes : à la base de ces rejets, le secteur des chevauchements est à la face inférieure du rameau ; au sommet, la disposition se trouve inversée, le secteur des chevauchements étant à la face supérieure. Cette dernière disposition plagiotrope avec intersegments sur la face inférieure et chevauchements sur la face supérieure a été décrite par H. MUSTAPHA chez le Caprier. La Fig. 10 D montre la surface développée d'un rameau de Coudrier portant 26 feuilles. Le changement de secteur est visible au niveau de la feuille 18.

Interprétation phyllotaxique.

Deux interprétations peuvent être retenues :

— une seule hélice foliaire, en zig-zag, courant d'abord sur la face inférieure du rameau, puis sur la face supérieure ; la contiguïté n'est réalisée que par un très léger chevauchement ou par juxtaposition ;

— deux hélices foliaires, accolées d'abord sur la face inférieure, puis sur la face supérieure ; le chevauchement est très important, il atteint parfois la superposition.

Une telle inversion existe également sur les pousses d'arbustes, mais le type terminal n'y est souvent représenté que par 2 ou 3 feuilles et peut alors passer inaperçu.

B. — MODE DE CROISSANCE DES BOURGEONS DE *Corylus avellana*

De brusques changements dans l'orientation des méristèmes se produisent lors du débouillage des bourgeons. Lorsque l'élongation des entrenœuds fait sortir la jeune pousse de l'enveloppe formée par les écailles, l'axe du méristème terminal s'infléchit soit vers la feuille axillante du bour-

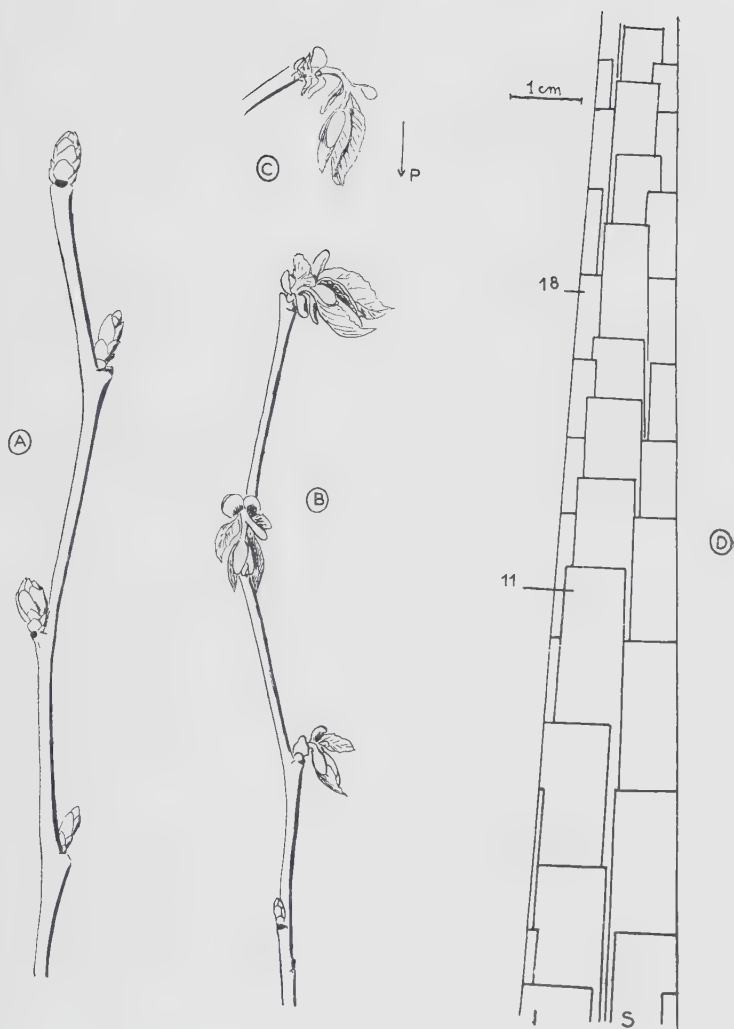


Fig. 10. — (A) Rameau de *Corylus avellana* avant le débourrage ; les bourgeons axillaires ont sensiblement même direction que l'axe.

(B) Rameau de *Corylus* au débourrage : l'extrémité des très jeunes pousses axillaires se replie vers la feuille axillante.

(C) La base de la jeune pousse se relève petit à petit, dans l'alignement de l'axe porteur.

(D) Relevé phyllotaxique d'un rejet de *Corylus* : le changement de secteur est visible au niveau de la feuille 18. En fait, depuis la feuille 11, le zig-zag régulier et léger des deux hélices est rompu, remplacé par un très léger enroulement dextre. Le zig-zag reprend au-dessus de la feuille 18. I : face inférieure du rameau. S : face supérieure.

La flèche indique la direction de la pesanteur P.

geon dans le cas d'une pousse d'arbuste, soit vers le sol dans le cas d'un rejet.

Cette courbure s'accroît jusqu'à provoquer un changement de direction proche de 180° . Le sens de l'axe du méristème est alors presque à l'opposé de ce qu'il était dans le bourgeon avant le débourrage (Fig. 10 A, B).

Au cours de la croissance des feuilles et de l'axe de la jeune pousse, on observe un redressement progressif qui débute par la base (Fig. 10 C). La portion terminale reste légèrement infléchie par rapport à l'axe du jeune rameau ; l'orientation finale est sensiblement celle du bourgeon qui l'a produite. Chez le Coudrier, l'axe des pousses est souvent une ligne brisée et chaque bourgeon est à peu près dans l'alignement de l'entrenœud sous-jacent.

L'angle formé par les bourgeons axillaires et la portion d'axe immédiatement supérieure est plus petit que l'angle formé par les rameaux latéraux (axillaires) et l'axe principal. Par contre, les rejets sont souvent plus redressés que l'axe des méristèmes qui les produisent (cf. photo C, Pl. I).

C. — INTERPRÉTATION DE LA DISPOSITION OBSERVÉE

Le nombre des feuilles dont le chevauchement est situé sur la face inférieure du rameau correspond en moyenne au nombre des formations initiées dans le bourgeon avant le débourrage. Il en résulte que les feuilles de la zone supérieure du rameau, dont la disposition est l'inverse de celle de la zone inférieure, ont été initiées après l'éclosion des bourgeons. Les changements de secteurs paraissent ainsi liés à des modifications dans l'orientation des méristèmes. Le redressement ultérieur des extrémités des pousses met à la face supérieure des rameaux le secteur qui, au moment de son initiation dans le méristème, était à la face inférieure. Le rapport étroit entre la phyllotaxie des rameaux plagiotrope-distiques de Coudrier et l'orientation des méristèmes au moment de l'initiation paraît évident.

D. — RÉPARTITION DE CETTE DISPOSITION

Le fléchissement terminal décrit chez le Coudrier est observable également chez le *Châtaignier* sous une forme plus atténuée. Il est généralement limité à une courbure dépassant rarement 90° (Photo A, Pl. 1).

Les rameaux présentant cette caractéristique ont une disposition plagiotrope-distique, mais leur port n'est pas obligatoirement plagiotrope ; les rejets en particulier sont souvent aussi redressés que ceux présentant une autre disposition foliaire.

Les bourgeons de *Hêtre* montrent également une courbure vers les

feuilles axillantes pour les bourgeons axillaires, vers le sol pour les bourgeons terminaux. Le redressement est lent et sur les jeunes plants il se fait de façon continue.

Dans ces deux genres, il y a très rarement, pour la position de l'inter-segment, des inversions comparables à celle décrite plus haut chez le Coudrier.

II. — TYPES SPIRALES

Les dispositions spirales affectent principalement les rameaux orthotropes ; c'est pourquoi nous les appellerons : dispositions *orthotrope-spiralées*. Elles sont caractérisées essentiellement par l'absence de plan privilégié : la symétrie générale des rameaux est axiale, ce qui oppose les dispositions spirales aux dispositions alternes pour lesquelles la symétrie générale est par rapport à un plan.

Les dispositions spirales sont plus variées que les dispositions alternes. Certaines peuvent être définies par un angle de divergence α moyen dont aucun cas n'est très éloigné. Les écarts observés ne présentent aucune périodicité, ils sont inférieurs à 10° , ce qui entre dans les limites de précision des mesures d'angles sur notre matériel. Nous étudierons d'abord deux types phyllotaxiques caractérisés par deux valeurs sensiblement constantes de leur angle de divergence : $\alpha = 144^\circ$ et $\alpha = 120^\circ$.

D'autres types de dispositions spirales ne peuvent pas être caractérisés par un angle de divergence, *soit* parce que cet angle α varie de façon continue le long du rameau, la moyenne passant ainsi de 120° à 144° ou inversement, *soit* parce que cet angle α subit des oscillations de grandes amplitudes (les écarts autour de la valeur moyenne atteignent 50°).

Nous aurons ainsi à distinguer, suivant les angles de divergence, quatre types de dispositions orthotrope-spirales :

- 1° Disposition orthotrope-spiralée (divergence $2/5$, $\alpha = 144^\circ$).
- 2° Disposition orthotrope-spiralée (divergence $1/3$, $\alpha = 120^\circ$).
- 3° Disposition orthotrope-spiralée intermédiaire (divergence comprise entre $1/3$ et $2/5$, $120^\circ < \alpha < 144^\circ$).
- 4° Disposition orthotrope-spiralée oscillante ($100^\circ < \alpha < 240^\circ$).

1°. — Disposition orthotrope-spiralée $2/5$

$$\alpha = 144^\circ$$

Ce mode phyllotaxique est constant chez le Chêne, fréquent chez le Châtaignier, très rare chez le Coudrier ; il n'existe pas chez le Hêtre.

A. — CARACTÈRES COMMUNS

aux dispositions orthotrope-spiralées 2/5 chez le Chêne, le Châtaignier et le Coudrier

Cette disposition présente une grande régularité ; les feuilles n et $n + 5$ sont superposées et la spirale génératrice fait deux fois le tour du rameau pour les rejoindre ; l'angle de divergence moyen α est de $\frac{2}{4} \cdot 360^\circ = 144^\circ$. Cet angle subit peu de variations ; dans l'ensemble, il est sensiblement constant.

Sur un relevé phyllotaxique on peut constater que les contacts ($F_n - F_{n+2}$) et ($F_n - F_{n+3}$) sont assurés par des chevauchements égaux, permettant deux interprétations phyllotaxiques également possibles : *deux hélices foliaires* (contacts $F_n - F_{n+2}$) ou *trois hélices* (contacts $F_n - F_{n+3}$).

B. — VARIATIONS GÉNÉRIQUES

La divergence étant constante, les variations de cette disposition sont des conséquences des variations de l'insertion. Nous allons étudier les caractéristiques du Chêne, du Châtaignier et du Coudrier.

a) Chez le Chêne.

Les segments foliaires n et $n + 1$ sont toujours superposés (Fig. 11 A) ; l'angle d'insertion moyen est voisin de l'angle de divergence moyen, soit 144° .

Les rapports des segments successifs sont les mêmes quel que soit le mode de croissance de la pousse, pousse courte végétative, florifère ou rejet. L'étude de la vascularisation montre que les faisceaux latéraux droit de F_n et gauche de F_{n+1} ne se raccordent pas à la stèle dans un même plan vertical, et qu'ils se trouvent séparés par le faisceau médian de F_{n+3} (Fig. 11 B, C). Cette disposition semble indiquer une absence de contact entre feuilles successives malgré l'apparente juxtaposition externe des segments foliaires. *La solution de l'hélice foliaire unique est ainsi écartée.* De plus, la présence des faisceaux médians de F_{n+3} entre les faisceaux latéraux de F_n et F_{n+1} n'est pas liée à l'existence d'un inter-segment entre les feuilles successives : à la surface du rameau un même relief vertical recouvre le faisceau médian de F_{n+3} (5 de la Fig. 11) et les faisceaux latéraux droit de F_n (3) et gauche de F_{n+1} (2). Le contact entre les feuilles superposées 1 et 6 est seulement assuré par les faisceaux

médians de 6 ; dans ces conditions, l'hypothèse de cinq hélices foliaires peut être difficilement envisagée.

Il semble ainsi qu'il ne faille retenir que les deux interprétations citées au paragraphe précédent : *deux ou trois hélices foliaires* pour lesquelles les contacts sont assurés par un égal chevauchement large comme la moitié d'un segment.

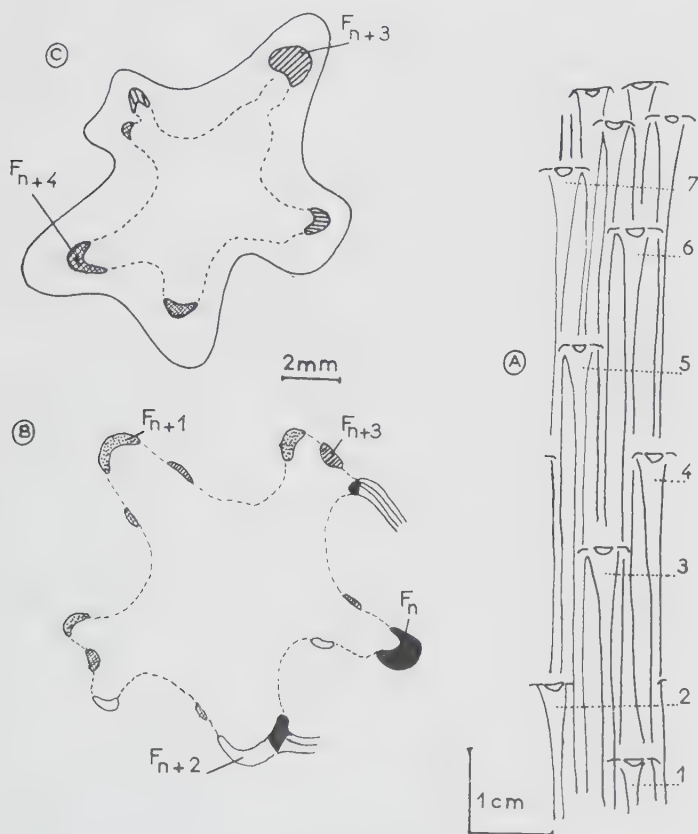


Fig. 11. — Disposition orthotrope-spiralée chez le Chêne.

(A) Relevé phyllotaxique. Remarquer l'exacte superposition des feuilles 1 et 6. (B) et (C) Coupes transversales au niveau des insertions foliaires F_n et F_{n+3} . Remarquer le passage du faisceau central F_{n+3} entre les faisceaux latéraux F_n et F_{n+1} .

Les trois faisceaux correspondant à un groupement feuille-stipules ont le même figuré qui varie d'une insertion à l'autre : F_n en noir, F_{n+1} en pointillé serré, F_{n+2} en blanc, F_{n+3} en hachures, F_{n+4} en hachures croisées. On remarquera en (B) que les faisceaux médio-dorsaux de la feuille $n+3$ passent entre les faisceaux latéraux des feuilles n et $n+1$, les faisceaux médio-dorsaux de la feuille $n+4$ passent entre les faisceaux latéraux des feuilles $n+1$ et $n+2$.

b) Chez le Châtaignier.

La moyenne de l'angle d'insertion est de 144° , égale à celle de l'angle de divergence; les segments foliaires successifs sont juxtaposés (cf. Fig. 12 A). Les fenêtres latérales des feuilles successives sont dans deux plans verticaux très rapprochés.

On observe parfois (Fig. 12 B) un léger chevauchement des segments F_n et F_{n+1} permettant la possibilité d'une hélice foliaire unique en plus des deux solutions citées au premier paragraphe : deux ou trois hélices foliaires. Les faisceaux latéraux de F_n et F_{n+1} entrent dans la stèle par des fenêtres situées dans le même plan vertical : *il n'y a pas chevauchement vasculaire*.

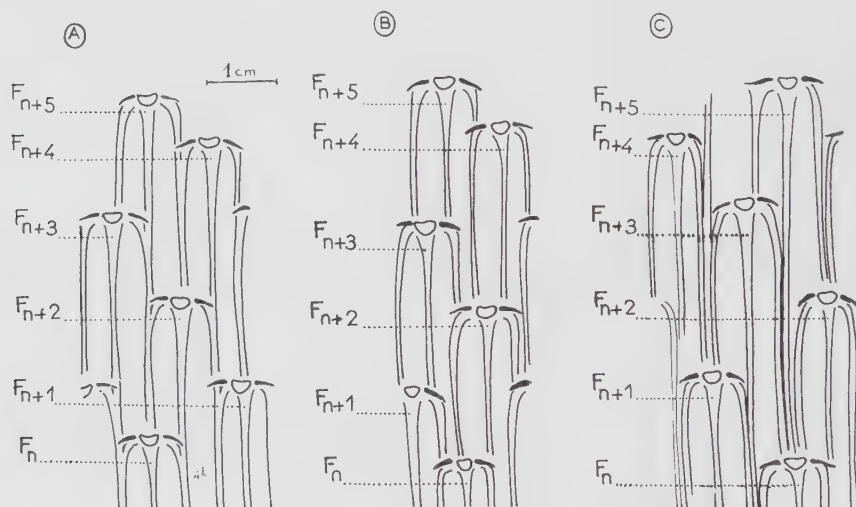


Fig. 12. — Variantes de la disposition orthotrope-spiralée 2/5 dans le genre *Castanea*.

(A) Relevé phyllotaxique d'une pousse courte, montrant la juxtaposition des segments foliaires $F_n, F_{n+1} \dots$. Le tracé d'une hélice foliaire unique est possible. Les contacts (F_n, F_{n+2}) et (F_n, F_{n+3}) sont de même valeur (moitié d'un segment), ce qui entraîne l'égale possibilité de 2 ou 3 hélices foliaires. Aucun contact n'existe entre les feuilles n et $n+5$, écartant l'éventualité de 5 hélices redressées.

(B) Relevé phyllotaxique d'une pousse courte montrant le léger chevauchement des segments foliaires $F_n, F_{n+1} \dots$. Les contacts (F_n, F_{n+2}) et (F_n, F_{n+3}) sont identiques, les chevauchements sont plus larges que la moitié d'un segment, trois interprétations sont possibles : 1, 2 ou 3 hélices foliaires.

(C) Relevé phyllotaxique d'un rejet montrant l'écartement des segments foliaires successifs F_n, F_{n+1}, F_{n+2} . Les contacts (F_n, F_{n+2}) et (F_n, F_{n+3}) sont de même importance (un peu moins d'un demi-segment environ). Les possibilités de 2 ou 3 hélices foliaires sont égales. Enfin un très petit contact existe entre F_n et F_{n+5} permettant la très improbable possibilité de 5 hélices redressées.

En sens inverse, les segments foliaires successifs peuvent ne pas être jointifs ; le cas est observable sur les pousses très vigoureuses, tels certains rejets qui forment dans l'année une quarantaine de feuilles (Fig. 12 C). Les faisceaux latéraux de F_n et F_{n+1} sont séparés par le passage des faisceaux médians de F_{n+3} comme chez le Chêne. La présence d'un intersegment entre les feuilles successives crée un contact supplémentaire (F_{n-2} , F_{n+3}) ; la possibilité de cinq hélices redressées en orthostique est ajoutée, tandis qu'est supprimée celle de l'hélice unique. Le long des deux hélices ou des trois, les contacts (F_n , F_{n+2}) et (F_n , F_{n+3}) sont sensiblement égaux et sont réalisés par des chevauchements inférieurs à la moitié d'un segment foliaire.

Il est à noter que dans ces petites variantes l'angle de divergence est le même ; les différences de contact, et partant d'interprétation phyllotaxique, sont dues uniquement à des variations de l'angle d'insertion entre 140° et 160° . Un même rejet de Châtaignier peut présenter deux variantes, sans perturbations phyllotaxiques visibles telles que changements du sens d'enroulement ou feuilles doubles ou feuilles accolées ; c'est pourquoi il paraît logique de rejeter les interprétations qui ne seraient pas applicables à l'ensemble du rameau ; ainsi les solutions extrêmes de l'hélice unique et des cinq hélices en orthostique sont à écarter. La symétrie des contacts le long de *deux hélices* ou de *trois* est telle qu'aucune de ces deux hypothèses ne prévaut sur l'autre.

c) Chez le Coudrier.

La disposition orthotrope-spiralée 2/5, fréquente chez le Châtaignier et constante chez le Chêne, est par contre une rareté chez le Coudrier. On ne la trouve que sur des rejets où elle fait généralement suite à une autre disposition spiralée ou à une disposition distique.

KNY et WEISSE ont ainsi signalé, sur des rejets, des dispositions foliaires à symétrie axiale, qu'ils opposent à la disposition dorsiventrale habituelle des feuilles sur les rameaux de Coudrier. WEISSE a publié des diagrammes sur lesquels chaque feuille est repérée par un point ; la dimension des insertions n'est pas mentionnée. Ce mode de représentation tout à fait incomplet ne donne pas une connaissance suffisante de la disposition. Par exemple, le type phyllotaxique orthotrope-spiralé 2/5 a été signalé par WEISSE qui en donne un diagramme dont la seule observation pourrait laisser croire que l'hypothèse de cinq hélices foliaires est possible. Or le relevé phyllotaxique de rejets présentant une telle disposition montre qu'il n'y a aucun contact entre F_n et F_{n+5} , ce qui exclut absolument l'existence de 5 hélices foliaires.

Sur la figure 13 A on constate que les segments foliaires successifs se chevauchent ; l'angle d'insertion est compris entre 160° et 170° ; il est

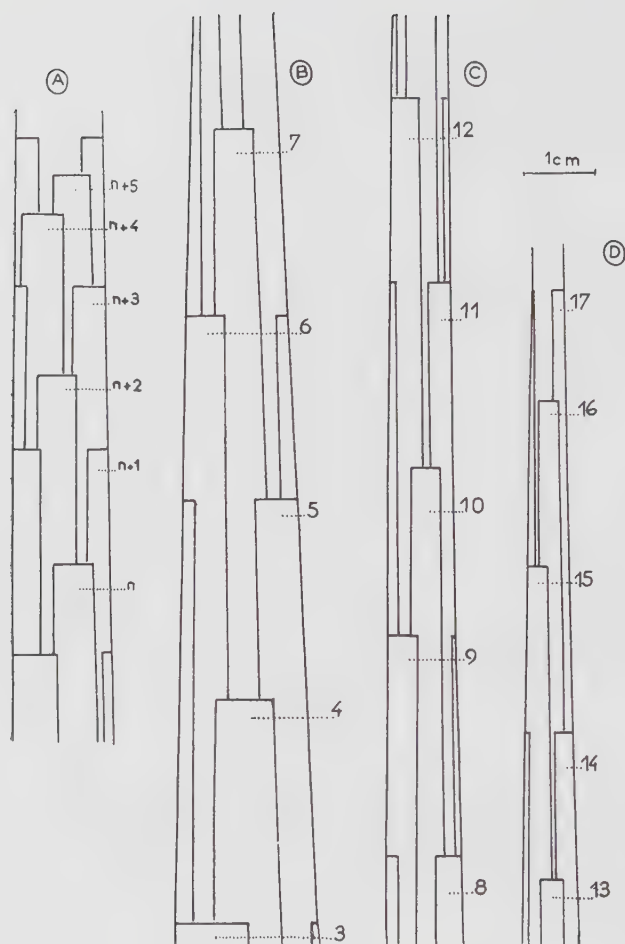


Fig. 13. — Dispositions orthotrope-spiralées chez le *Corylus avellana*.

(A) *Disposition orthotrope-spiralée 2/5*. Remarquer la superposition des feuilles n et $n + 5$, visible sur le relevé phyllotaxique d'un rejet.

(B, C, D) *Disposition orthotrope-spiralée 1/3*. Remarquer la superposition des feuilles n et $n + 3$ visible à tous les niveaux sur le relevé phyllotaxique d'un rejet.

(B) Base de ce rejet : noter l'important contact des feuilles 4 et 7.

(C) Milieu de ce rejet : le contact des feuilles 9 et 12 a la même valeur que les chevauchements des feuilles 9 et 10 ou des feuilles 10 et 11 ; ce fait entraîne l'égale possibilité d'une, deux ou trois hélices foliaires.

(D) Sommet de rejet : le contact des feuilles 13 et 16 est très réduit, seules sont alors à retenir les hypothèses d'une ou de deux hélices foliaires.

plus grand que l'angle de divergence qui vaut 144° environ. Le contact entre les segments F_n et F_{n+1} est assuré par un chevauchement des faisceaux latéraux, ce qui permet la possibilité d'une hélice foliaire unique (Fig. 14 B). Les segments F_n et F_{n+2} se chevauchent autant que les segments F_n et F_{n+3} ; les écarts angulaires le long de deux ou de trois hélices foliaires sont égaux et voisins de 70° ; mais les contacts $(F_n F_{n+2})$ et $(F_n F_{n+3})$ sont différents : $(F_n F_{n+2})$ atteint les $3/5$ de la largeur d'un segment foliaire, tandis que $(F_n F_{n+3})$ en est réduit à $1/5$ ⁽¹⁾; ce contact très faible le long de trois hélices foliaires permet d'en écarter l'hypothèse.

Ainsi une ou deux hélices foliaires sont les deux possibilités d'interprétation de cette disposition qui soient dignes d'être retenues.

La disposition orthotrope-spiralée $2/5$ est très répandue chez les Angiospermes. Suivant les valeurs de l'angle d'insertion foliaire, les interprétations phyllotaxiques sont différentes. Par exemple, il peut y avoir une ou deux hélices foliaires chez le *Corylus* dont l'angle d'insertion est important (180°); chez le *Castanea*, dont l'angle d'insertion a la même valeur que l'angle de divergence, soit 144° , il y a égale possibilité de deux ou trois hélices foliaires; chez le *Sarothamnus scoparius* étudié par VESCOVI, l'angle d'insertion est faible (72°), le choix de l'interprétation phyllotaxique porte sur trois ou cinq hélices. Les trois exemples choisis sont néanmoins groupés par la théorie classique dans la même catégorie caractérisée par la divergence $2/5$, $\alpha = 144^\circ$.

2°. — Disposition orthotrope-spiralée $1/3$

$$\alpha = 120^\circ$$

A. — RÉPARTITION

Cette disposition se trouve essentiellement sur les rejets de *Corylus*; elle est inconnue chez le *Quercus* sp., et n'existe chez le *Castanea* que de façon tout à fait transitoire, comme terme de passage d'une disposition plagiotope-distique à une disposition orthotrope-spiralée $2/5$.

B. — CARACTÉRISTIQUES CHEZ LE *Corylus avellana*

Les feuilles sont disposées sur trois orthostiques bien visibles sur le rameau feuillé. La superposition par un seul tour de spire des feuilles F_n

(1) Ces valeurs correspondent à des ordres de grandeur et non à une précision mathématique.

et F_{n+3} est visible sur le relevé phyllotaxique de la Fig. 13 B, C, D ; elle implique un angle de divergence moyen de $\frac{1}{3} 360^\circ$, soit 120° . La mesure directe de cet angle entre feuilles successives ne montre pas de variations importantes.

a) *Variations des contacts entre les segments foliaires suivant le niveau des rejets.*

Sur un rejet portant une vingtaine de feuilles (Fig. 13), on peut distinguer trois zones dans lesquelles les contacts entre segments foliaires sont différents :

— *Au milieu du rejet* (Fig. 13 C), l'angle d'insertion moyen est de 180° ; les contacts entre les feuilles 9 et 10, 9 et 11, 9 et 12, sont sensiblement égaux chacun au $1/3$ d'un segment foliaire. Les trois solutions phyllotaxiques suivantes sont également possibles :

une hélice foliaire : contact 9 et 10, soit (F_n, F_{n+1}) ,

deux hélices foliaires : contact 9 et 11, soit (F_n, F_{n+2}) ,

trois hélices foliaires : contact 9 et 12, soit (F_n, F_{n+3}) .

— *A la base* (Fig. 13 B), l'angle d'insertion moyen est inférieur ou égal à 170° ; les contacts entre les feuilles 4 et 5 d'une part, 4 et 6 d'autre part, sont assurés par des chevauchements inférieurs au $1/3$ d'un segment. Le contact entre les feuilles 4 et 7 est le plus important. Les trois interprétations phyllotaxiques précédentes sont encore possibles ; *les contacts les plus grands sont réalisés dans l'hypothèse de trois hélices.*

— *Au sommet* (Fig. 13 D), l'angle d'insertion est supérieur à 180° . Le contact entre les feuilles 13 et 16 est très faible, ce qui écarte l'hypothèse de trois hélices. Les contacts entre les feuilles 13 et 14 d'une part, et 13 et 15 d'autre part, sont réalisés par chevauchement de près de la moitié du segment, cette identité des contacts (F_n, F_{n+1}) et (F_n, F_{n+2}) n'impose pas un choix entre les deux hypothèses valables dans les trois zones, à savoir *une ou deux hélices foliaires.*

b) *Variation des contacts entre segments suivant la vigueur des rejets.*

Sur les grands rejets qui possèdent une trentaine de feuilles, les contacts sont les mêmes que ceux de la base du rejet décrit. Au contraire, sur les petits rejets n'ayant qu'une dizaine de feuilles, les contacts sont ceux du sommet du rejet moyen précédemment décrit. Il apparaît ainsi que les méristèmes les plus vigoureux forment des feuilles dont les angles d'insertion sont les plus petits.

Les variations observées sur divers rejets suivant leur vigueur, ou sur un même échantillon de la base au sommet, sont en rapport avec des variations de l'angle d'insertion, qui est plus fort (180°) sur les petits rejets et plus faible sur les gros (160°).

c) Vascularisation.

Au niveau des diverses insertions, les faisceaux latéraux de F_n et F_{n+1} se raccordent à la stèle en se chevauchant (Fig. 14 A). Il en est de même pour les faisceaux latéraux de F_n et F_{n+2} . La contiguïté est ainsi réalisée dans les divers cas pour les feuilles F_n et F_{n+1} et pour les feuilles F_n et F_{n+2} par des chevauchements vasculaires d'égale importance.

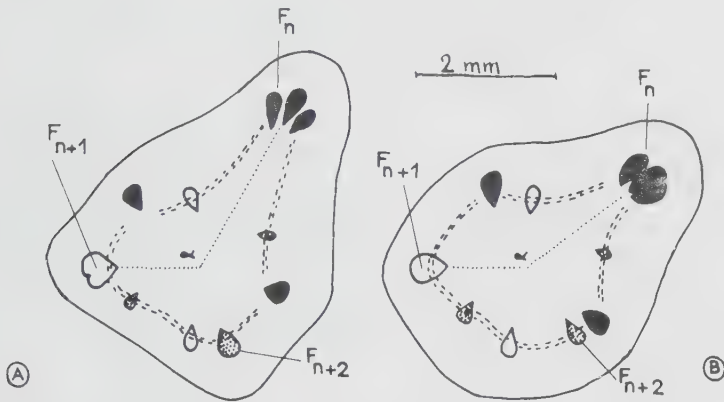


Fig. 14. — Dispositions orthotrope-spiralées chez le *Corylus avellana*.

Etude de la vascularisation. Coupes transversales de deux pousses feuillées, faites sous l'insertion de la feuille F_n dont les faisceaux sont figurés en noir, tandis que les faisceaux de la feuille F_{n+1} sont en blanc et ceux de la feuille F_{n+2} sont ponctués. Le contour de la stèle est représenté en double tiret. α est l'angle de divergence.

(A) Pousse orthotrope-spiralée 1/3 ; $\alpha = 1/3 \times 360^\circ = 120^\circ$. (B) Pousse orthotrope-spiralée 2/5 ; $\alpha = 2/5 \times 360^\circ = 144^\circ$.

Remarquer dans les deux cas le chevauchement des faisceaux latéraux droit de F_n et gauche de F_{n+1} . Cette disposition permet de retenir l'hypothèse de l'hélice unique en plus de la solution toujours possible de deux hélices foliaires.

Les écarts angulaires entre les feuilles F_n et F_{n+1} sont de 120° environ dans l'hypothèse d'une hélice unique ; ils ont la même valeur entre les feuilles F_n et F_{n+2} dans l'hypothèse de deux hélices. Dans l'hypothèse de trois hélices, les écarts angulaires entre F_n et F_{n+3} sont nuls, ces feuilles étant superposées.

C. — COMPARAISON DES DISPOSITIONS ORTHOTROPE-SPIRALÉES 1/3 et 2/5 CHEZ LE *Corylus avellana*

Ces deux dispositions spiralées affectent les rameaux orthotropes, principalement les rejets. Elles ont été définies par deux angles de divergence différents : 120° et 144° . Dans un cas, les deux feuilles sont formées dans

trois secteurs qui se chevauchent largement ; dans l'autre cas, dans cinq secteurs dont le chevauchement est plus réduit.

Pour les deux dispositions, l'interprétation phyllotaxique d'après la théorie des hélices foliaires est la même : *possibilité d'une ou de deux hélices foliaires* ; dans certains cas, l'hypothèse de trois hélices peut être retenue.

3°. — Disposition spiralée intermédiaire 1/3 et 2/5

α compris entre 120 et 144°

Le passage de la disposition 1/3 à la disposition 2/5 a été observé sur certains rejets de Coudrier. Ceux-ci présentent à leur base la première et au sommet la seconde disposition. Le passage entre les deux se produit de façon progressive et lente par une sorte de torsion de la disposition spiralée 1/3. Les feuilles F_n et F_{n+3} ne sont plus exactement superposées, mais légèrement décalées vers la droite dans l'exemple de la figure 15 ; au sommet du rameau, les feuilles F_n et F_{n+5} se trouvent sur la même verticale.

Il est possible de trouver des rameaux qui, sur toute leur longueur, présentent cette disposition intermédiaire où aucune superposition n'est absolue.

La divergence entre les feuilles successives subit des oscillations autour d'une valeur moyenne qui passe de 120° à la base à 144° au sommet du rameau.

A la base du rameau où la divergence est de 1/3, les écarts angulaires diffèrent suivant que l'on construise deux ou trois hélices foliaires. Au sommet du même rameau, la divergence est de 2/5, les écarts angulaires ont la même valeur le long de deux ou de trois hélices (cf. Fig. 15 C).

4°. — Disposition orthotrope-spiralée oscillante

Les trois types orthotrope-spiralés : 1/3, 2/5 et intermédiaire entre 1/3 et 2/5, sont définissables par un angle de divergence α qui est constant pour les deux premières dispositions et variable de façon continue entre certaines bornes (144° et 120°) pour la troisième disposition. Chez le *Corylus* il existe, de plus, une autre disposition spiralée, pour laquelle l'angle de divergence α subit des variations périodiques importantes. Ce type de « disposition oscillante » a été déjà signalé par M. et R. SNOW (1935) et par LOISEAU (1955).

La courbe de la figure 16 B représente les oscillations de α le long d'un

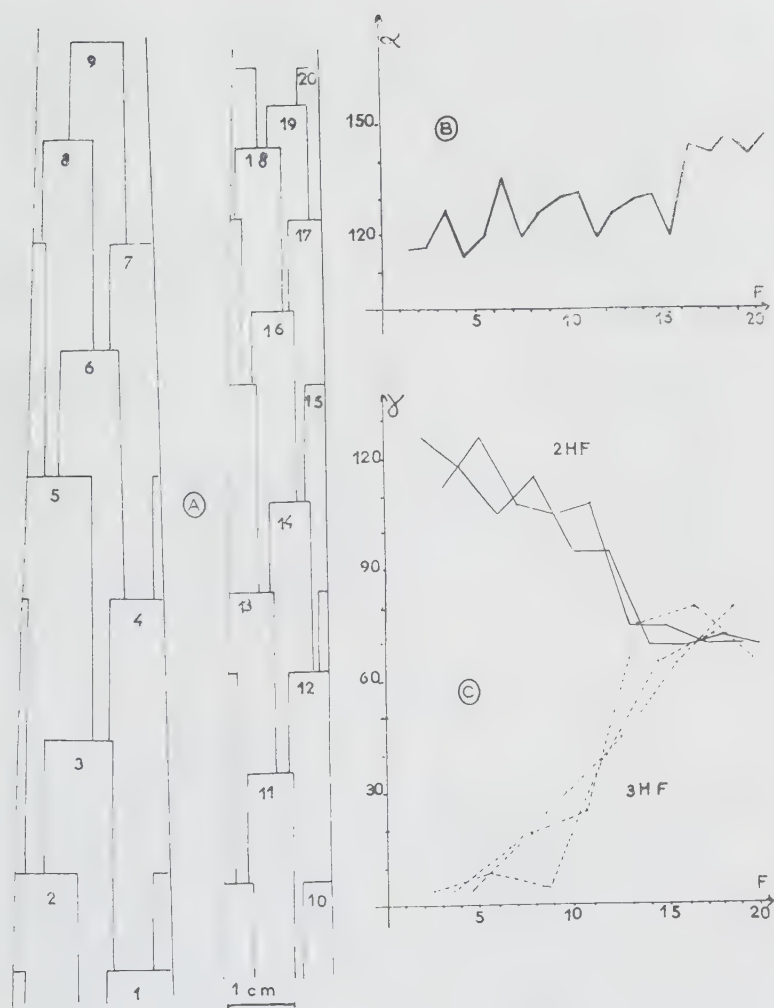


Fig. 15. — Passage de la disposition orthotrope-spiralée 1/3 à la disposition orthotrope-spiralée 2/5 chez le *Corylus avellana*.

(A) Relevé phyllotaxique d'un rejet. A la base, les feuilles n et $n + 3$ sont superposées ; au sommet, les feuilles n et $n + 5$ sont sur la même verticale.

(B) Courbe représentant les variations de l'angle de divergence α le long de la spirale génératrice (en abscisse, les numéros d'ordre d'apparition des feuilles).

(C) Courbe des variations d'écarts angulaires γ le long de deux hélices foliaires (trait plein) et le long de trois hélices (pointillé). Les écarts angulaires le long d'une hélice unique ont même valeur que les angles de divergence.

rejet de *Corylus*. Les contacts des segments pairs avec leurs voisins sont les mêmes, mais sont différents de ceux des segments impairs ; les côtés droits des segments 14 et 12 chevauchent légèrement le côté gauche du segment 13. Le long du rameau, tous les segments pairs chevauchent par leur côté droit les segments impairs ou leur sont accolés ; il existe de plus un intersegment étroit entre les côtés gauche des segments pairs et droit des segments impairs (Fig. 16 A).

L'interprétation phyllotaxique d'une telle disposition est difficile par la théorie classique qui implique un angle de divergence constant. Par contre, elle est aisée par la théorie des hélices foliaires, qui laisse le choix entre :

1° la possibilité de *deux hélices foliaires dextres* très redressées et accolées, sur lesquelles la contiguïté est assurée par des chevauchements importants, et

2° la présence d'une *seule hélice* en zig-zag sur laquelle la contiguïté se fait par juxtaposition ou par un très léger chevauchement. La vascularisation montre, en effet, une juxtaposition des faisceaux latéraux F_n et F_{n+1} , parfois même leur chevauchement.

Il apparaît ainsi que tous les types de dispositions spiralées ou distiques sont interprétables chez le *Corylus* par une ou deux hélices foliaires.

CONCLUSIONS

Le plan d'étude qui a été suivi est basé sur les différentes valeurs de la divergence. Nous avons vu que cet angle subit parfois des écarts importants, sur des rameaux à disposition régulière et ne présentant pas d'anomalie. La théorie de la spirale génératrice implique un angle de divergence constant qui doit caractériser la disposition. Or, l'application de cette théorie aboutit à fragmenter les dispositions spiralées en autant de types qu'il y a de valeurs de la divergence. Les difficultés dans certains cas sont alors considérables lorsque, sur un même rameau, l'angle de divergence passe de 100° à 240° d'une feuille à la suivante (Fig. 16 B).

La présence *sur le même rameau* de plusieurs types spiralés définis par un angle de divergence différent, sans qu'il y ait d'anomalie visible, montre que les dispositions spiralées présentent une certaine homogénéité.

La théorie des hélices foliaires multiples, basée non sur l'écart des feuilles successives, mais sur le contact entre les feuilles d'une même hélice, fournit des interprétations simples et valables pour tous les niveaux des rameaux, pour tous les modes de croissance, et homogènes pour l'ensemble des genres étudiés.

Chez le Chêne et le Châtaignier, l'identité des contacts entre les feuilles $F_n - F_{n+2}$ et $F_n - F_{n+3}$ n'impose pas toujours un choix entre l'interprétation par deux ou par trois hélices foliaires.

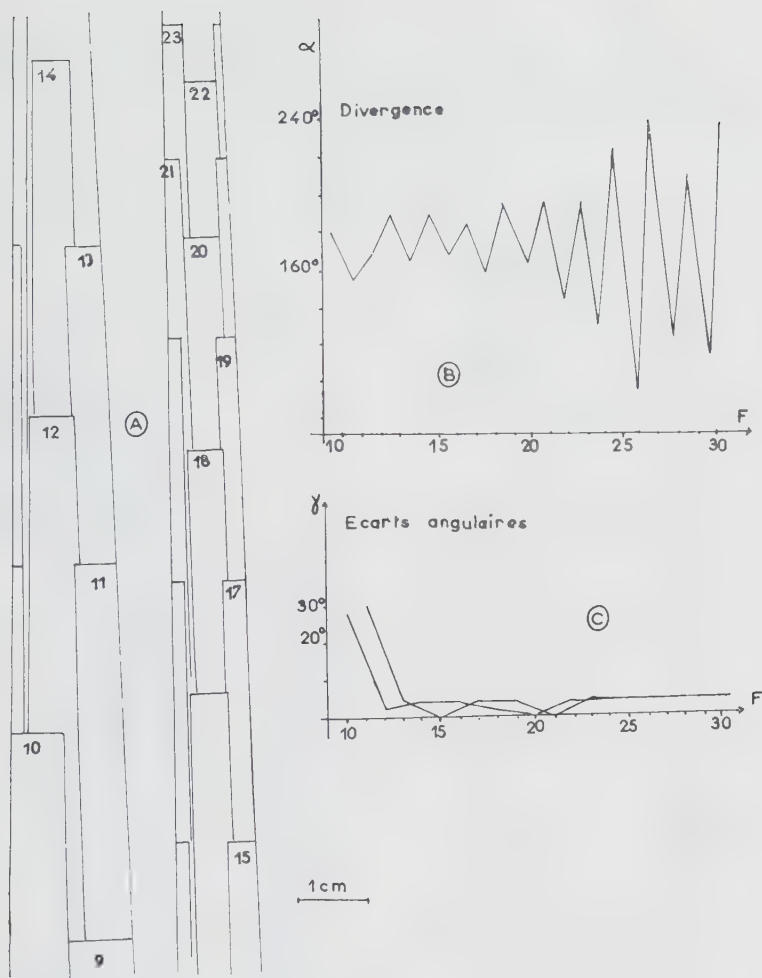


Fig. 16. — Disposition spiralee à angle de divergence oscillant chez le *Corylus avellana*.

(A) Relevé phyllotaxique d'un rejet de *Corylus*. Les contacts des segments pairs avec leurs voisins sont les mêmes, mais sont différents de ceux des segments impairs. Observer la présence d'un intersegment entre les côtés droits de 11 et 13 et les côtés gauches de 12 et 14.

(B) Courbe des variations de l'angle de divergence α qui, au niveau des feuilles 25 à 30, passe de 100° à 240° d'une feuille à la suivante.

(C) Courbe des variations à l'écart angulaire γ le long de deux hélices.

(En abscisse de B et C, les numéros d'ordre des feuilles.)

Cette disposition, si difficile à interpréter par la théorie phyllotaxique classique, devient tout à fait simple dans l'hypothèse de 2 hélices foliaires dextres accolées.

Chez le Coudrier et chez le Hêtre l'hésitation porte sur la possibilité d'une ou deux hélices foliaires. *Mais tous les cas, pour les 4 matériels étudiés, sont interprétables par 2 hélices foliaires.*

III. — TABLEAU RECAPITULATIF
DES DIVERSES DISPOSITIONS RENCONTRÉES CHEZ LES CUPULIFÈRES ÉTUDIÉES

CORYLUS	CASTANEA	QUERCUS	FAGUS
<u>Distique</u> $\alpha = 180^\circ$ $\beta \geq 180^\circ$	<u>Distique</u> $\alpha = 180^\circ$ $\beta < 180^\circ$		<u>Distique</u> $\alpha = 180^\circ$ $\beta = 360^\circ$ segment foliaire compris entre 180° et 360°.
1 h.f. en zig zag 2 h.f. redressées	1 h.f. en zig zag 2 h.f. redressées		1 h.f. en zig zag 2 h.f. redressées
<u>Spiralé</u> divergence 2/5 $\alpha = 144^\circ$ $\beta = 170^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f. rare	<u>Spiralé</u> divergence 2/5 $\alpha = 144^\circ$ $\beta = 144^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f. (pousse courte) 2 - 3 - 5 h.f. (rejet)	<u>Spiralé</u> divergence 2/5 $\alpha = 144^\circ$ $\beta = 144^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f.	
<u>Spiralé</u> divergence 1/3 $\alpha = 120^\circ$ $\beta = 170^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f.	<u>Spiralé</u> divergence 1/3 $\alpha = 120^\circ$ $\beta > 144^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f. rare		
<u>Spiralé</u> divergence intermédiaire entre 1/3 et 2/5 $120^\circ < \alpha < 144^\circ$ $160^\circ < \beta < 170^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f.	<u>Spiralé</u> divergence intermédiaire entre 1/3 et 2/5 $120^\circ < \alpha < 144^\circ$ $144^\circ < \beta < 160^\circ$ 1 - 2 - 3 h.f. rare		
<u>Spiralé</u> divergence oscillante moyenne de $\alpha = 180^\circ$ $100^\circ < \alpha < 240^\circ$ $170^\circ < \beta < 180^\circ$ 1 h.f. en zig zag 2 h.f. .			

IV. — VARIATIONS PHYLLOTAXIQUES SUR UN MEME RAMEAU

Les divers types phyllotaxiques, distique et spiralé, décrits précédemment, peuvent se rencontrer sur le même rameau.

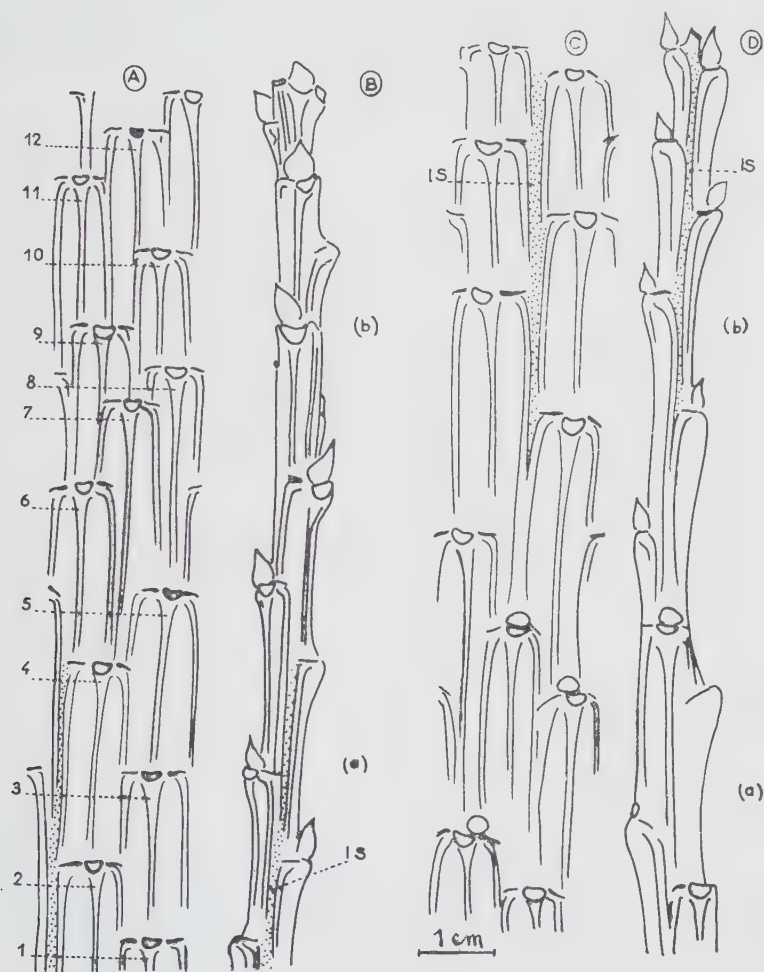


Fig. 17. — Passage du type plagiotrope distique (zone a) au type orthotrope spiralé (zone b) chez le *Castanea sativa*.

(A) Relevé phyllotaxique. (B) Aspect du rameau, face supérieure, 6 est la première feuille dont le segment se prolonge dans l'intersegment IS de la disposition antérieure (IS en pointillé).

Passage inverse du type spiralé (zone a) au type distique (zone b) sur le même matériel.

(C) Relevé phyllotaxique. (D) Aspect du rameau, face supérieure (intersegment IS en pointillé).

1°. — CHEZ LE CHÂTAIGNIER, le passage du type distique au type spiralé 2/5 se produit fréquemment (Fig. 17 A, B). Ce passage est marqué par la formation d'une feuille dans l'intersegment (IS) de la disposition distique. Cette feuille (6) est parfois le début d'une zone à disposition spiralée 1/3, qui paraît très instable chez le Châtaignier où elle est rare et fugace. Nous verrons dans le chapitre « anomalies phyllotaxiques » les perturbations rencontrées dans les rares cas de disposition spiralée 1/3.

Le passage inverse du type spiralé 2/5 au type distique est également fréquent chez le Châtaignier (Fig. 17 C, D).

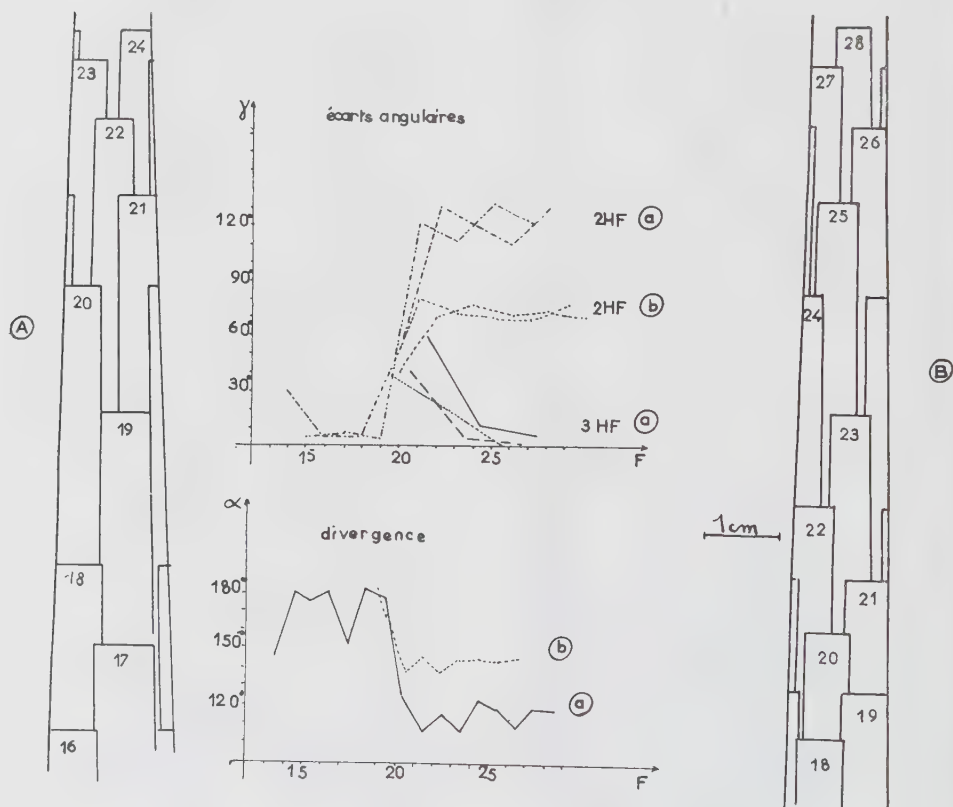


Fig. 18. — Passage d'un type phyllotaxique à un autre chez le *Corylus avellana*.

(A) Passage du type distique au type spiralé 1/3. Relevé phyllotaxique.

(B) Passage du type distique au type spiralé 2/5. Relevé phyllotaxique.

Au centre de la figure, courbes représentant : *en haut*, les variations de l'écart angulaire γ dans l'hypothèse de 2 hélices (2 HF) ou de 3 hélices (3 HF) ; *en bas*, les variations de l'angle de divergence α . Les courbes (a) et (b) correspondent respectivement aux rameaux A et B.

(En abscisses les numéros des feuilles dans leur ordre d'apparition.)

2°. — CHEZ LE COUDRIER, le passage le plus fréquent est le passage distique-spiralé $1/3$, cette dernière disposition étant le plus souvent définitive (Fig. 18 A) ; mais lui fait parfois suite la disposition spiralée $2/5$ qui, dans de rares cas, peut même succéder directement à la disposition distique (Fig. 18 B).

Toutes ces variations, ces passages réversibles d'un type à l'autre (surtout chez le Châtaignier) montrent de *grandes variations dans les valeurs de l'angle de divergence* (Fig. 18) dont la constance est pourtant une base de la théorie phyllotaxique dite classique. Ces variations sont en quelque

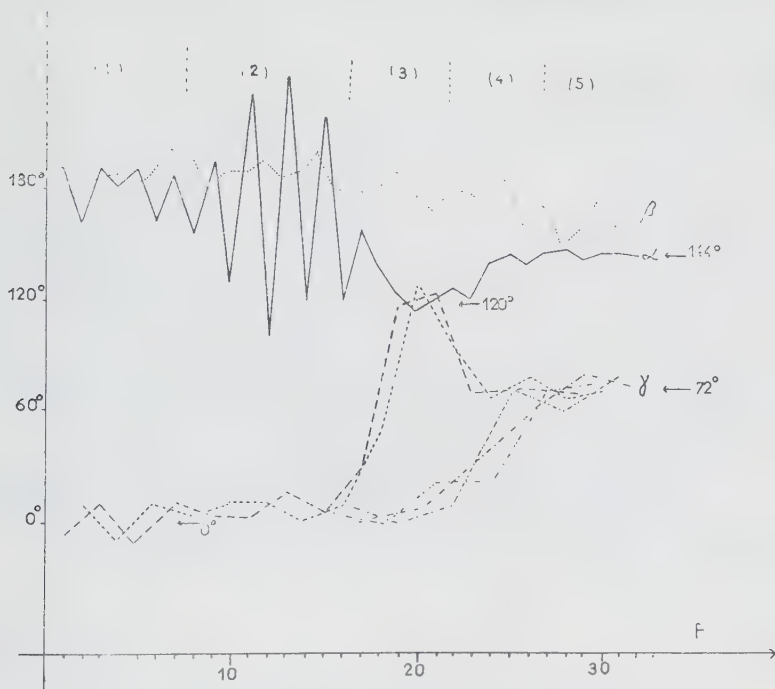


Fig. 19. — Passage progressif du type distique au type spiralé $2/5$ chez le *Corylus avellana*.

La disposition plagiotrope-distique affecte les sept premières feuilles (*zone 1*), il lui fait suite la disposition spiralée à angle de divergence oscillant (*zone 2*) jusqu'à la feuille 16, puis la disposition spiralée $1/3$ (*zone 3*) et par l'intermédiaire d'une très courte disposition spiralée intermédiaire $1/3$, $2/5$ (*zone 4*) la disposition terminale est orthotrope-spiralée $2/5$ (*zone 5*).

Courbes représentant les variations de divers angles le long du rejet : *en trait plein*, variations de l'angle de divergence α qui sont aussi les variations de l'écart angulaire le long d'une hélice foliaire unique ; *en pointillé*, variations de l'angle d'insertion β ; *en tirets*, variations des écarts angulaires γ dans l'hypothèse de deux hélices ; *en tirets ponctuels*, variations des écarts angulaires dans l'hypothèse de trois hélices, solution qui ne peut être envisagée qu'à partir de la feuille 16. — En ordonnée, les valeurs des angles en degrés ; en abscisse, les numéros des feuilles dans leur ordre d'apparition.

sorte récapitulées sur un rejet de Coudrier dont le passage distique-spiralé 2/5 se fait très progressivement (Fig. 19).

Les variations phyllotaxiques se font dans l'ordre : Distique, Spirale oscillante, Spirale 1/3, Spirale intermédiaire 1/3 2/5, Spirale 2/5.

L'angle de divergence α (Fig. 19) a des valeurs différentes pour chaque disposition : 180° (zone 1), 120° (zone 3), 144° (zone 4), avec pour la disposition spiralee-oscillante (zone 2) de grandes variations de chaque côté de 180° . Ces changements phyllotaxiques continus qui se produisent dans un sens ou dans l'autre, mais toujours dans le même ordre, ne sont pas corrélatifs de variations continues de l'angle de divergence.

L'angle d'insertion passe dans le sens distique-spiralé par les valeurs moyennes suivantes : $190^\circ - 175^\circ - 170^\circ - 160^\circ$ chez le Coudrier, et $160^\circ - 155^\circ - 150^\circ - 144^\circ$ chez le Châtaignier. Ainsi *l'angle d'insertion diminue* de façon continue lorsqu'il y a passage distique-spiralé et augmente dans le passage spirale-distique.

Les *écarts angulaires*, le long des 2 hélices foliaires (seule solution englobant les diverses dispositions des divers genres), sont successivement $0^\circ - 10^\circ - 120^\circ - 72^\circ$ pour le Coudrier, $0^\circ - 120^\circ - 72^\circ$ pour le Châtaignier.

Si on interprète l'apparition d'une feuille dans l'intersegment comme la création d'une 3^e hélice, les écarts angulaires sont alors $0^\circ - 0^\circ - 72^\circ$. Est-ce un argument suffisant pour l'interprétation des dispositions orthotrope-spiralee 1/3 et 2/5 par 3 hélices foliaires ? Il existe une autre solution : création d'une 3^e hélice seulement dans le court temps de la disposition 1/3, puis disparition rapide dans la disposition 2/5.

Les interprétations possibles paraissent multiples, peut-être les anomalies morphologiques (feuilles doubles) et phyllotaxiques (feuilles accolées) pourront-elles fournir la donnée qui semble manquer, et imposer une seule interprétation ?

CONCLUSIONS

Lorsque ces passages se font sans perturbations externes (feuilles bivalentes, ou accolées), on ne saurait prétendre en faire des exceptions ou des anomalies. Il n'est pas nécessaire qu'il y ait même un changement du nombre des hélices foliaires. Une simple variation de l'enroulement des 2 hélices peut suffire à expliquer les diverses dispositions successives et ce, dans tous les genres de Cupulifères étudiées.

Dans les dispositions spiralees, l'identité des contacts n'impose pas toujours un choix entre 1, 2 ou 3 hélices foliaires. Cependant, toutes les dispositions des divers genres étudiés sont interprétables par 2 hélices foliaires.

ANOMALIES PHYLLOTAXIQUES ET MORPHOLOGIQUES

DÉFINITION

Les perturbations phyllotaxiques, appelées souvent anomalies, sont caractérisées par un phénomène différent de la norme de l'espèce. Ainsi, chez les Cupulifères, dont les feuilles sont éparses en règle générale, on peut observer parfois, essentiellement chez le Châtaignier et le Coudrier, *des groupes de deux feuilles insérées au même niveau (anomalie phyllotaxique)* ou la présence de feuilles bifides appelées aussi bivalentes (*anomalie morphologique*) ce qui, bien souvent, est la manifestation externe d'une perturbation phyllotaxique.

Les ANOMALIES MORPHOLOGIQUES sont exceptionnelles chez les Cupulifères étudiées ; elles accompagnent généralement les anomalies phyllotaxiques importantes et très rares que sont les fasciations observées sur les jeunes plants et les rejets de *Castanea* ou de *Corylus*.

Les ANOMALIES PHYLLOTAXIQUES que nous allons étudier sont assez fréquentes sur les rejets de *Castanea*, matériel que nous prendrons comme exemple. Les mêmes faits sont observables chez le *Corylus avellana*.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer d'anomalies phyllotaxiques ou morphologiques chez les *Quercus* sp. ou *Fagus silvatica*.

1°. — Feuilles jumelles

DESCRIPTION

Nous avons choisi ce terme pour désigner une anomalie relativement fréquente chez le Châtaignier et le Coudrier, principalement sur les rejets. Les feuilles jumelles sont deux feuilles insérées sur un même niveau horizontal, ce qui représente une anomalie phyllotaxique pour des espèces dont la disposition foliaire est essentiellement éparse. Ces deux feuilles sont insérées de façon que leurs segments foliaires soient contigus ou même confondus en un seul segment.

L'insertion de chaque feuille jumelle a une dimension inférieure ou égale à celle d'une feuille solitaire. Bien souvent, l'individualité de chaque feuille jumelle n'est pas absolue pour la totalité des éléments du complexe foliaire. Défini chez l'*Evonymus japonicus*, le complexe foliaire comprend : la feuille et ses stipules, leurs segments et les formations axillaires. Il peut n'y avoir entre les pétioles des deux feuilles jumelles qu'une seule sti-

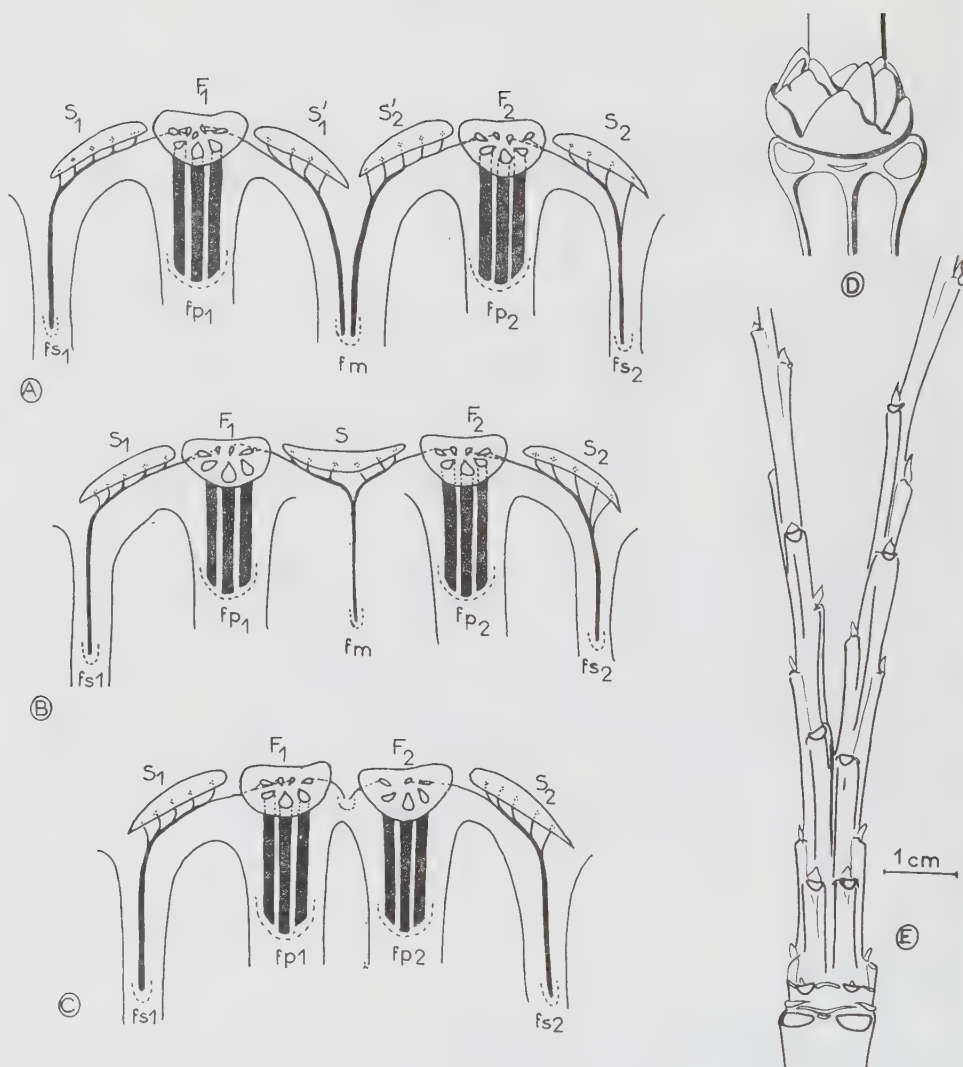


Fig. 20. — Feuilles jumelles chez le *Castanea sativa*.

Schémas de la vascularisation au niveau de l'insertion de deux feuilles jumelles :

(A, B, C). Trois structures différentes suivant le degré d'individualité de chaque feuille. — F₁ : section du pétiole de la feuille 1 ; S₁ : section de la stipule externe de la feuille 1 ; S'₁ : section de la stipule interne de la feuille 1 ; F₂, S₂ et S'₂ : sections du pétiole et des stipules de la feuille 2 ; fp₁ et fp₂ : fenêtres centrales de F₁ et F₂ ; fs₁ et fs₂ : fenêtres latérales externes de F₁ et F₂ ; fm : fenêtre commune aux faisceaux latéraux internes de F₁ et F₂ ; S : stipule unique comprise entre F₁ et F₂.

(D) Aspect du bourgeon axillaire de 2 feuilles jumelles au stade B.

(E) Rameau axillaire à l'aisselle de deux feuilles jumelles au stade B. Une dissociation rapide produit deux rameaux orthotrope-spiralés 2/5.

pule ; parfois même, les deux pétioles sont insérés côte à côte sans stipule intercalée ; des faits semblables ont été observés et décrits chez *Ulmus campestris* par LOISEAU et HOTTIN. L'ensemble des deux feuilles jumelles comporte ainsi, au total, soit 4 stipules et 2 feuilles, soit 3 stipules et 2 feuilles, soit 2 stipules et 2 feuilles (Fig. 20).

De même les *segments* foliaires des deux feuilles jumelles ne sont pas toujours nettement séparés et l'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION montre les faits suivants, en rapport avec l'existence de 2, 3 ou 4 stipules pour le groupe :

Lorsqu'il y a 4 stipules, c'est-à-dire 2 entre les feuilles jumelles, la vascularisation de chaque feuille est celle des feuilles solitaires, le seul détail différent est l'incorporation à la stèle des faisceaux latéraux droit de F_1 et gauche de F_2 par la même fenêtre foliaire fm (Fig. 20 A).

Lorsqu'il y a 3 stipules, c'est-à-dire 1 stipule entre les deux feuilles, les vaisseaux de cette stipule unique se réunissent en deux faisceaux avant de s'incorporer à la stèle avec les faisceaux latéro-ventraux des feuilles par une seule fenêtre foliaire fm (Fig. 20 B).

Lorsqu'il n'y a que 2 stipules (Fig. 20 C) encadrant les deux feuilles jumelles, l'incorporation à la stèle des faisceaux du groupe se fait :

— par deux grandes fenêtres (fp_1) et (fp_2) pour les faisceaux dorsaux des pétioles ;

— par deux fenêtres plus petites (fs_1) et (fs_2) pour les faisceaux latéraux externes et accessoirement ;

— par une très petite fenêtre médiane (fm) pour les faisceaux latéraux internes des pétioles, dans la mesure où ces faisceaux existent, leur absence ayant souvent été constatée.

Il apparaît ainsi que les feuilles jumelles sont à la fois une anomalie phyllotaxique et une anomalie morphologique qui retentit sur certains éléments du complexe foliaire, à l'exception du limbe. La perturbation atteint également les formations axillaires, les deux bourgeons situés à l'aisselle des deux feuilles faisant place alors à un seul bourgeon dont le développement fournit une pousse fasciée à la base et qui se dissocie rapidement (Fig. 20 D, E).

2°. — Présence d'un seul groupe de feuilles jumelles sur un rameau

Ce cas est fréquent ; il caractérise les rameaux à disposition plagiotrope-distique. L'insertion des feuilles jumelles utilise le secteur de l'intersegment. Cette anomalie peut n'avoir pas de répercussion profonde sur la phyllotaxie du rameau ou, au contraire, elle peut marquer le passage d'un type phyllotaxique à un autre.

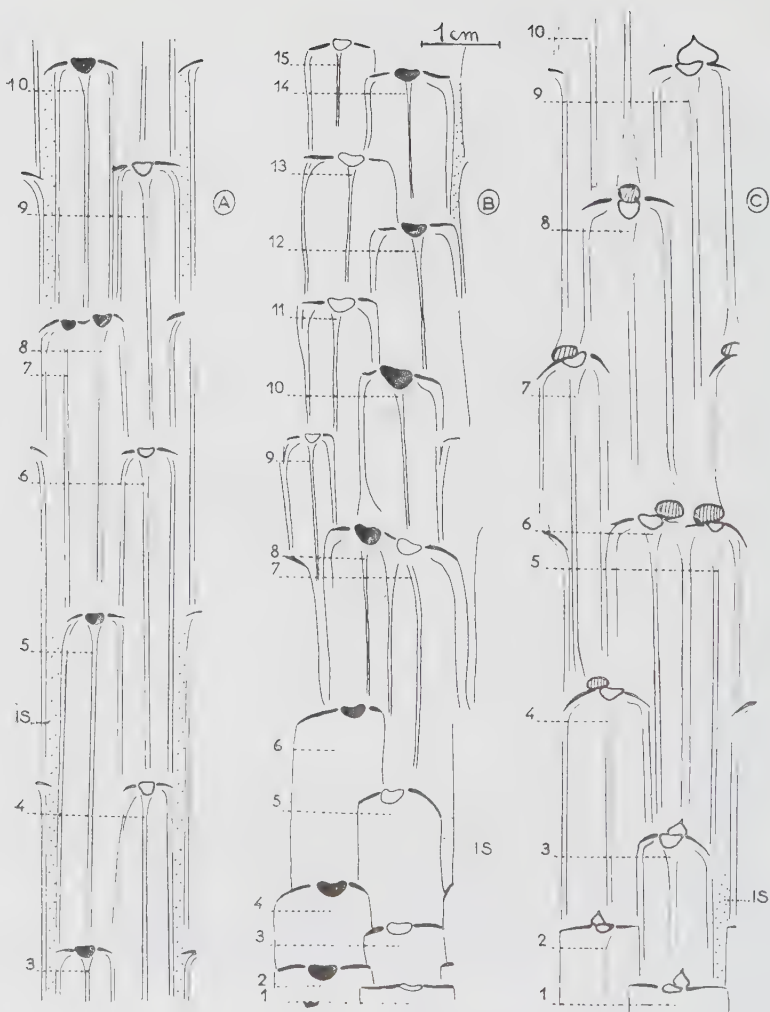


Fig. 21. — Rameaux de Châtaignier possédant un seul couple de feuilles jumelles et présentant, avant et après, la même disposition plagiotrope-distique.

(A) Les segments des deux feuilles jumelles sont très soudés, chacun d'eux est plus étroit que les segments des feuilles insérées isolément. Le dédoublement d'un initium foliaire à ce niveau paraît l'hypothèse la plus vraisemblable.

(B) Les feuilles jumelles, dont les insertions ne sont pas tout à fait au même niveau, ont des segments juxtaposés dont la largeur est la même que celle des autres segments. Le contact entre 6 et 9 est peu important, ce qui rend difficile le tracé de l'hélice 4-6-9-11 et l'interprétation du dédoublement d'un centre générateur. Pour toutes ces raisons, il apparaît bien que ces feuilles jumelles ne sont que des feuilles accolées de deux hélices foliaires différentes.

En pointillé est représenté le secteur des intersegments IS des dispositions plagiotrope-distiques. Les traces foliaires noircies représentent les feuilles d'une même hélice, d'après l'hypothèse la plus plausible.

(C) Rameau florifère de Châtaignier montrant la présence de deux feuilles au niveau du passage de la disposition distique à la disposition orthotrope-spiralée (5 et 6). Au-dessus de chaque insertion foliaire ont été figurés les bourgeons axil-

A. — PRÉSENCE DE DEUX FEUILLES JUMELLES
SANS RÉPERCUSSION PROFONDE SUR LA PHYLLOTAXIE DU RAMEAU

ETUDE DU RAMEAU A DE LA FIGURE 21.

Les feuilles jumelles de ce rameau sont très légèrement décalées : 8 est insérée à 1 mm au-dessus de 7 ; l'angle d'insertion de chaque feuille est de 120°, soit beaucoup plus faible que la moyenne (170°) sur le rameau.

— On pourrait penser à un *accolement* à ce niveau de deux feuilles appartenant à chacune des deux hélices ; on peut alors envisager plusieurs tracés de ces deux hélices :

3 — 5 — 7-9	3 — 5 — 7 — 10	3 — 5 — 8 — 10
2 — 4 — 6-8 — 10	2 — 4 — 6-8-9	2 — 4 — 6-7-9

On constate que deux intervalles entre feuilles d'une même hélice sont beaucoup plus courts que les autres. Dans la première solution, ils sont placés un sur chaque hélice ; dans les deux autres, ils sont tous deux sur la même. Le premier tracé, plus homogène que les autres, pourrait être interprété simplement par la formation anticipée de 8, dont le développement, synchrone de celui de 7, aurait occasionné l'étroite juxtaposition de leurs segments foliaires. D'autre part, l'hypothèse d'un accolement des feuilles de deux hélices différentes impose, sur chaque hélice foliaire, une brusque variation du mode de contiguïté qui passe de la superposition jusqu'à la feuille 6, à la juxtaposition au niveau des feuilles jumelles, puis revient à la superposition ; il y a enfin des changements du sens d'enroulement des hélices, plus ou moins importants dans les trois tracés possibles.

On pourrait également envisager que les deux feuilles accolées ne proviennent pas de deux hélices différentes. *Si on interprète les feuilles 7 et 8 comme une unité* dont l'angle d'insertion serait de 220°, le tracé des hélices foliaires est le suivant :

3	—	5	—	(7.8)	—	10
2	—	4	—	6	—	9

On constate alors que le type plagiotrope-distique de ce rameau est parfait et que la modification locale n'a pas eu la moindre répercussion

lares végétatifs (1-2-3-9) et les cicatrices des inflorescences passées (4-5-6-7-8), hachurées.

A la base du rameau la présence de deux hélices s'impose, au sommet il y a possibilité égale de deux ou de trois hélices.

Les nombres correspondent aux numéros des feuilles dans leur ordre d'apparition.

dans la suite du développement. Ce schéma implique que le même centre générateur ait donné, simultanément, naissance à deux feuilles sans que son fonctionnement s'en soit trouvé altéré. En faveur d'une telle hypothèse plaide l'étroitesse des segments foliaires des feuilles jumelles.

Il est curieux de constater qu'il a souvent été observé des feuilles jumelles, plus ou moins étroitement reliées par leur segment, mais jamais par leur limbe. Ceci semble indiquer qu'il s'agit d'un dédoublement antérieur à la surrection des primordiums foliaires.

Enfin, au niveau des feuilles jumelles, il faut noter une interruption de l'intersegment qui, immédiatement au-dessus, reprend la même valeur sur la même verticale. Ainsi le secteur de l'anneau initial correspondant à l'intersegment a participé à la formation des feuilles jumelles soit par l'induction d'un centre générateur nouveau, soit par celle du centre générateur normal du rameau momentanément dédoublé.

ETUDE DU RAMEAU B DE LA FIGURE 21.

L'interprétation du *dédoublement momentané d'un centre générateur* ne peut être appliquée au deuxième exemple choisi et on doit lui préférer l'explication par juxtaposition de deux feuilles appartenant à deux hélices foliaires.

— Il est d'abord difficile d'imaginer que le groupe 7 et 8 dont l'angle d'insertion approche de 340° ne serait en fait qu'une seule feuille secondairement dédoublée.

— D'autre part, en admettant même que 7 et 8 puissent appartenir à la même hélice, le tracé de l'autre hélice devrait être : 2-4-6-9-11, ce qui est difficile à envisager, étant donnée l'insuffisance du contact 6-9.

Par contre, il est tout à fait possible d'interpréter les deux feuilles jumelles comme *deux feuilles distinctes provenant d'hélices différentes* et dont l'insertion au même niveau serait due à un retard dans la formation de 7 par rapport à 8 ou, inversement, à une avance de la formation de 8 par rapport à 7. Le tracé des deux hélices foliaires est :

1	—	3	—	5	—	7	—	9	—	11
		2	—	4	—	6	—	8	—	10

Au niveau des feuilles jumelles, il y a un début d'enroulement des hélices foliaires le long desquelles la contiguïté passe de la superposition au chevauchement, puis revient à la superposition. L'intersegment, qui est ponctué sur les figures, ne retrouve sa position et sa continuité qu'à partir de la feuille 12.

Les deux exemples décrits ci-dessus fournissent l'illustration souhaitable à chacune des deux hypothèses. Un choix s'est imposé dans chaque cas, mais il arrive bien souvent que les faits ne soient pas si clairs et que les deux hypothèses soient également plausibles.

On peut observer la présence d'un groupe de feuilles jumelles sur les pousses d'arbres ou sur des rejets de faible importance, tantôt dans la région basale ou médiane des rameaux, tantôt au sommet des rameaux dans les dernières feuilles formées avant le fugace bourgeon terminal (photo B, Pl. I).

Il est possible que la signification des feuilles jumelles soit différente suivant le niveau de leur insertion :

— Dans la région moyenne des rameaux, le dédoublement momentané d'une formation est probable, l'étude des méristèmes montrant au stade correspondant une grande activité et une grande taille des points végétatifs.

— Dans la région terminale, qui correspond à la fin d'un fonctionnement méristématique, le dédoublement n'est plus justifié par la vitalité du point végétatif ; seul alors peut être invoqué le fonctionnement tardif du secteur des intersegments jusque-là inactif au point de vue initiation foliaire.

Quelle que soit l'interprétation à donner, deux faits sont à retenir : *premièrement*, la disposition foliaire est la même avant et après les feuilles jumelles ; *deuxièmement*, le secteur des intersegments, typique des rameaux plagiotropes, participe à la formation des feuilles jumelles.

B. — PRÉSENCE D'UN GROUPE DE FEUILLES JUMELLES AU PASSAGE D'UN TYPE PHYLLOTAXIQUE A UN AUTRE

passage de la disposition plagiotrope-distique
à la disposition orthotrope-spiralée

De telles dispositions (Fig. 21 C) sont fréquentes sur les pousses florifères et dans la région moyenne ou à la base de rejets assez vigoureux. La formation du groupe de feuilles jumelles utilise le secteur des intersegments de la zone inférieure des rameaux. Les interprétations sont multiples :

— soit accollement momentané de deux feuilles appartenant à deux hélices différentes :

$$\begin{array}{ccccccc} 1 & \text{---} & 3 & \text{---} & 5 & - & 7 & \text{---} & 9 \\ & & 2 & \text{---} & 4 & - & 6 & \text{---} & 8 & \text{---} & 10 \end{array}$$

ceci nécessite des inversions dans le sens d'enroulement des hélices ;

— soit dédoublement momentané du centre générateur d'une hélice :

$$\begin{array}{ccccccc} 1 & - & 3 & - & \frac{5}{6} & - & 8 & - & 10 \\ & & 2 & - & 4 & - & 7 & - & 9 \end{array}$$

— soit dédoublement définitif d'un centre générateur :

$$\begin{array}{ccccccc} 1 & - & 3 & - & 5 & - & 9 \\ & & & & 6 & - & 8 \\ 2 & - & 4 & - & 7 & - & 10 \end{array}$$

Le faible contact entre 7 et 10 peut permettre d'écarter cette troisième solution. La deuxième interprétation paraît la plus vraisemblable en raison du stade auquel se produit l'anomalie, stade où le méristème est le plus actif. Néanmoins, l'accolement momentané de deux hélices foliaires n'est pas impossible.

La présence d'un seul groupe de feuilles jumelles sur un rameau ne paraît pas être liée à une modification du nombre des hélices foliaires, mais plutôt au fonctionnement plus ou moins tardif du secteur de l'anneau initial correspondant aux intersegments des rameaux plagiotropes.

3°. — Présence de plusieurs groupes de feuilles jumelles sur le même rameau

Cette anomalie est fréquente sur les rameaux à disposition orthotrope-spiralée. Les groupes de feuilles jumelles ont des positions diverses : ils sont *soit* insérés alternativement dans deux secteurs opposés, *soit* disposés dans le même secteur, c'est-à-dire alignés sur la même orthostique, *soit* disposés en hélice.

A. — FEUILLES JUMELLES

DISPOSÉES ALTERNATIVEMENT DANS DEUX SECTEURS OPPOSÉS

Le rameau dont le relevé phyllotaxique est fait sur la figure 22 présente 4 groupes de feuilles jumelles (13-14), (17-18), (21-22), (25-26). La disposition foliaire est d'abord du type plagiotrope-distique jusqu'à la feuille 8, puis elle est orthotrope-spiralée avant et après l'insertion des feuilles jumelles ; le sens d'enroulement de la spirale génératrice est dextre avant et après les feuilles jumelles. La disposition de la base du rameau implique la présence de deux hélices foliaires et il est logique de chercher si l'ensemble du rameau peut être interprété par deux hélices foliaires.

Hypothèse de deux hélices foliaires au niveau des feuilles jumelles.

Faut-il interpréter chaque groupe comme l'accolement de deux feuilles appartenant à deux hélices différentes ? Le tracé de ces deux hélices ferait intervenir des variations dans le mode de contiguïté et dans le sens d'enroulement qui changerait ainsi trois fois (cf. fig. 23 B).

$$\begin{array}{ccccccccccc} 7 & - & 9 & - & 11 & - & 14 & - & 16-17-19 & - & 22 & - & 24-26 & - & 28 & - & 30 \\ 8 & - & 10 & - & 12-13-15 & - & 18 & - & 20-21-23 & - & 25-27 & - & 29 \end{array}$$

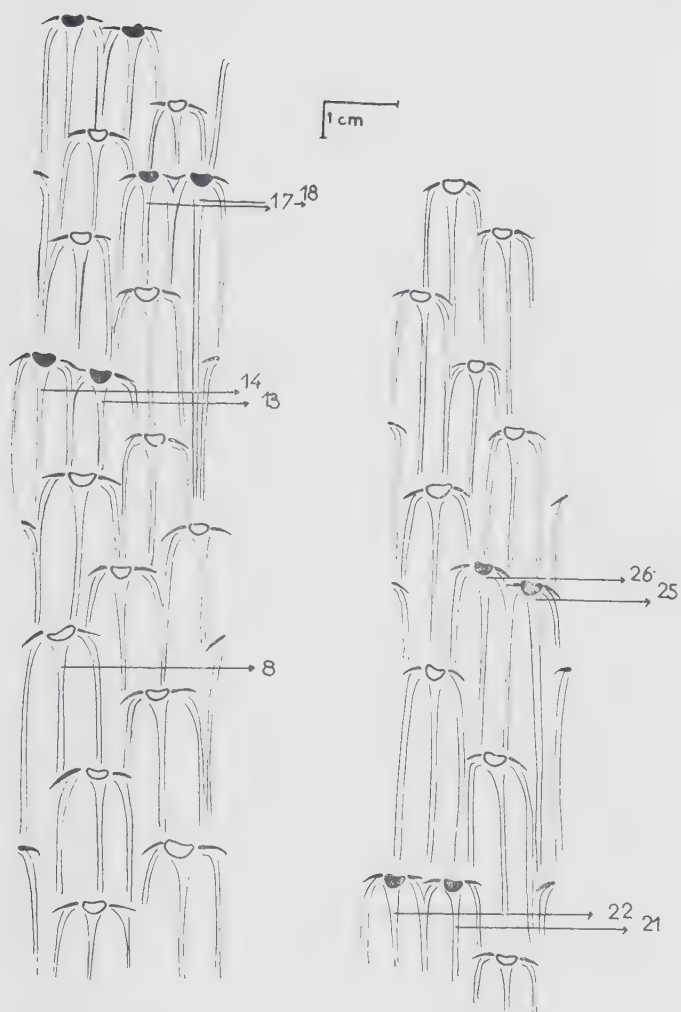


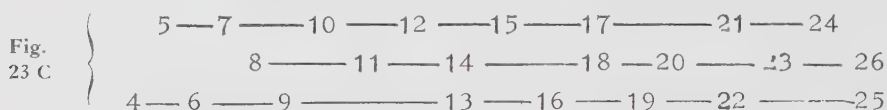
Fig. 22. — Développée d'un rejet de *Castanea* portant plusieurs groupes de feuilles jumelles alternativement dans deux secteurs opposés. Les cicatrices pétiolaires des feuilles jumelles sont figurées en noir (Cf. Fig. 23 les hypothèses d'interprétation).

Faut-il, au contraire, considérer chaque groupe comme le *dédoublement* d'un initium foliaire ? De tels dédoubléments se produiraient alors plusieurs fois alternativement dans deux secteurs différents de l'anneau initial :



Hypothèse de trois hélices foliaires au niveau des feuilles jumelles.

Comme pour toutes les dispositions orthotrope-spiralées, il est également possible de tracer trois hélices foliaires au-dessus de la feuille 8. La naissance de la troisième hélice se ferait alors de façon discrète dans le secteur des intersegments au niveau de la feuille 8. Voici quel serait le tracé des trois hélices :



Quelle que soit l'interprétation de cette disposition, il apparaît bien qu'il y ait, dans la zone moyenne des rejets, un déséquilibre entre la taille ou l'activité du méristème et le nombre des centres générateurs. Si l'équilibre de la disposition orthotrope-spiralée 2/5 correspond à 3 centres générateurs, la dimension ou l'activité accrue du méristème favorise dans la région médiane le fonctionnement simultané de 2 des 3 centres générateurs.

Si l'équilibre de la disposition orthotrope-spiralée 2/5 correspond à 2 centres générateurs, une plus grande dimension ou activité de l'anneau initial peut favoriser, soit l'enroulement accru et souvent inversé du fonctionnement des 2 centres, soit les tentatives répétées et alternées de dédoublement d'un des 2 centres.

B. — FEUILLES JUMELLES DISPOSÉES DANS LE MÊME SECTEUR
alignées sur la même orthostique (Fig. 24)

Les rameaux présentant une telle disposition sont des rejets sur lesquels la disposition plagiotrope-distique initiale fait place à la disposition orthotrope-spiralée 2/5, qui est la même avant et après l'apparition des groupes de feuilles jumelles.

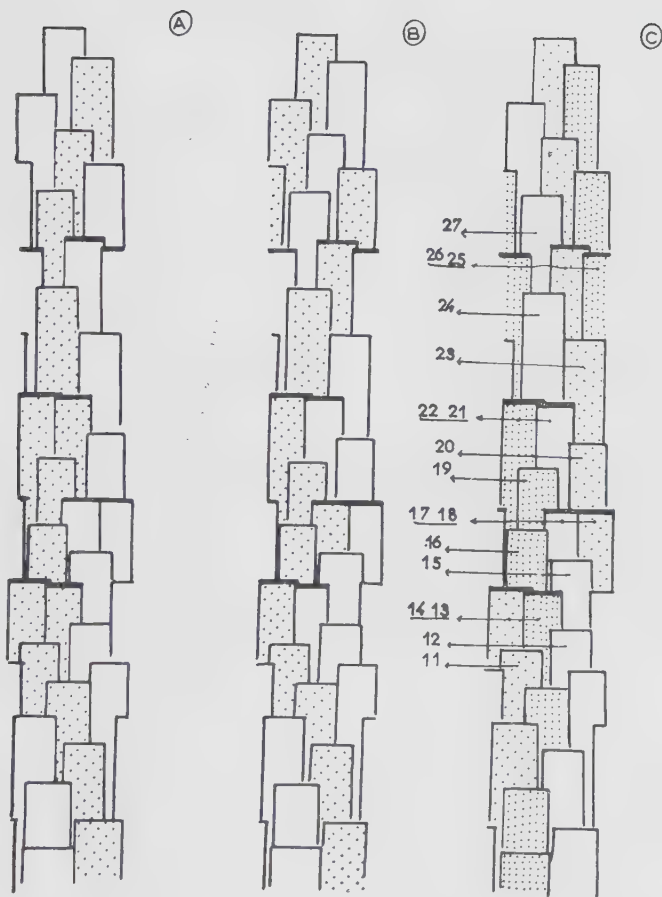


Fig. 23. — Diverses possibilités d'interprétation phyllotaxique du rameau de la figure 22.

Hypothèse de deux hélices foliaires : (A) Les deux feuilles jumelles appartiennent à la même hélice ; on peut penser à un dédoublement de l'initiation. (B) Chaque feuille jumelle appartient à une hélice différente.

Hypothèse de trois hélices foliaires : (C) Chaque hélice a un figuré différent ; l'insertion des feuilles jumelles est renforcée de noir.

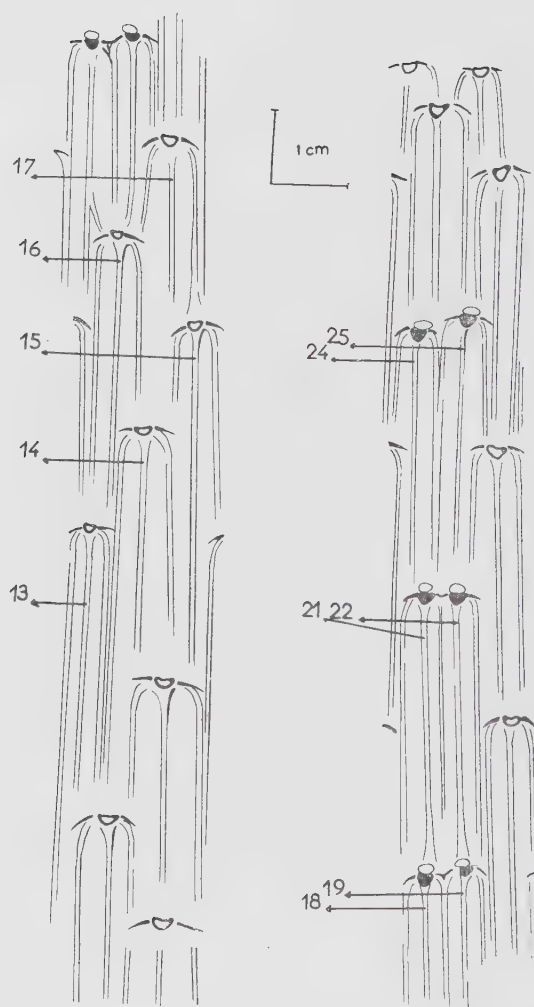


Fig. 24. — Développée d'un rameau du *Castanea* portant plusieurs groupes de feuilles jumelles dans le même secteur. Les cicatrices pétiolaires des feuilles jumelles sont figurées en noir.

Dans la zone médiane du rejet, on observe en alternance une feuille isolée et deux feuilles jumelles. L'interprétation phyllotaxique ne peut se faire que par 3 *hélices foliaires dont deux accolées et à fonctionnement synchrone*. La naissance de la troisième hélice pourrait être recherchée dans le dédoublement du centre générateur ayant produit la feuille 16 ; mais l'étréouissement frappante des feuilles 13 et 16 incite à penser que la feuille 13 est la première création de cette troisième hélice, née dans le secteur des intersegments de la disposition plagiotrope-distique initiale. Ainsi, à partir de la feuille 13, tout le rejet serait dû à 3 centres générateurs, dont deux accolés fonctionnant de façon synchrone dans le même secteur.

C. — FEUILLES JUMELLES DISPOSÉES EN HÉLICE (Fig. 25)

Sur la photographie D de la planche I, on peut voir un rejet portant quatre groupes de feuilles jumelles. La base du rameau est de type plagiotrope-distique à deux hélices foliaires, jusqu'à l'apparition de la feuille 6 au-dessus de l'intersegment, ponctué sur la Fig. 25. Les groupes de feuilles jumelles (8-9), (11-12), (14-15), (17-18), sont disposés suivant une hélice dextre. De bas en haut du rameau, les feuilles jumelles sont insérées de plus en plus exactement au même niveau et leurs segments sont de plus en plus étroitement juxtaposés. La disposition des feuilles suivantes est orthotrope-spiralée 2/5.

Hypothèse de deux hélices sur tout le trajet du rameau.

Ces deux hélices seraient la continuation des deux hélices dont la présence est indiscutable à la base du rameau.

1 — 3 — 5 — 7-9 — 11-13-15 — 17-19 — 21
2 — 4 — 6 — 8-10-12 — 14-16-18 — 20 — 22

Chaque groupe de feuilles jumelles serait dû à l'*accolement* de deux feuilles appartenant à deux hélices différentes. On peut constater que le fonctionnement des deux centres générateurs ne suit pas un rythme régulier.

Hypothèse de trois hélices.

Au niveau des feuilles jumelles, il est possible de tracer trois hélices

10 — 13 — 16 — 19 —
9 — 12 — 15 — 18 —
8 — 11 — 14 — 17 —

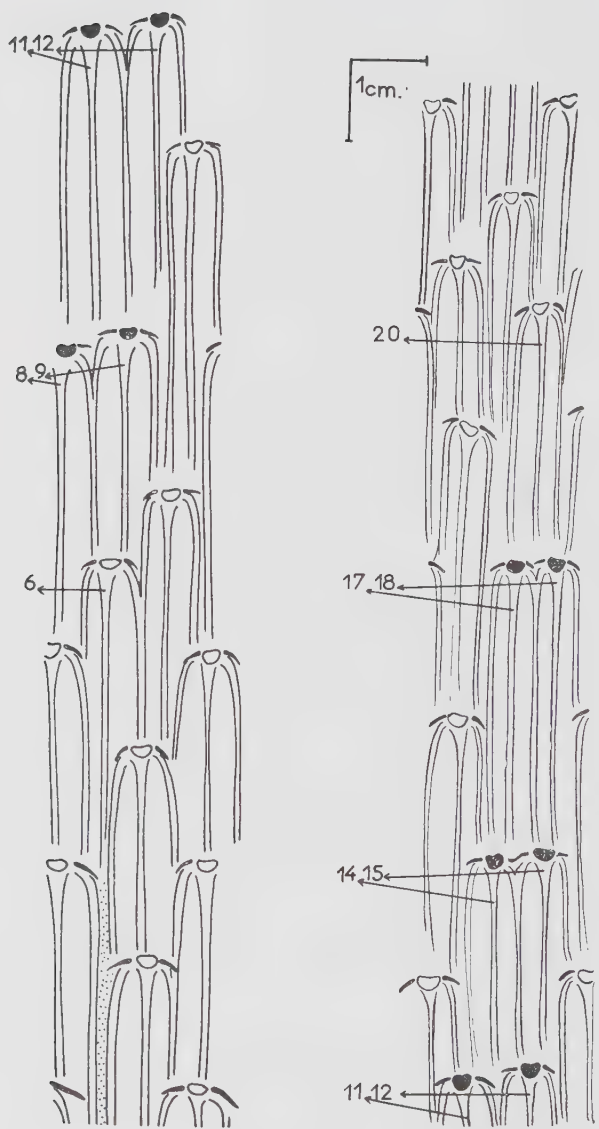
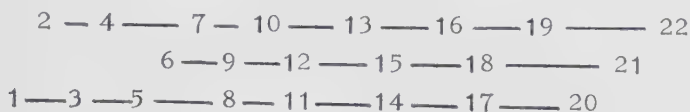
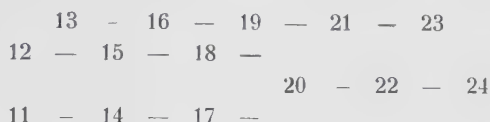


Fig. 25. — Développée d'un rameau du *Castanea sativa* portant plusieurs groupes de feuilles jumelles disposées suivant une hélice. Voir la photographie D de la Pl. I.

La base du rameau étant plagiotrope-distique à deux hélices foliaires, il y aurait donc eu apparition d'une hélice supplémentaire vraisemblablement au niveau de 6. Dans ce cas, la disposition orthotrope-spiralée des feuilles 5, 6, 7 et 20, 21, 22, etc. serait interprétable par trois hélices foliaires dont les tracés seraient les suivants :



Il est à noter que les couples de feuilles jumelles ont des segments plus minces et plus étroitement accolés vers le haut du rameau, ce qui suggère la disparition possible d'un des trois centres générateurs au-dessus des dernières feuilles jumelles au niveau de la feuille 21, soit



La disposition orthotrope-spiralée 2/5 des feuilles 20, 21, 22, etc. serait alors due à la présence de *deux centres générateurs*.

Il est probable qu'il y ait encore d'autres solutions ou des combinaisons entre les diverses hypothèses proposées. Il n'est guère possible de choisir logiquement une d'entre elles. Il ressort de cette étude que la disposition orthotrope-spiralée 2/5 du *Castanea* peut être indifféremment interprétée par deux ou par trois hélices foliaires et l'étude des anomalies ne fait que montrer cette dualité.

La disposition orthotrope-spiralée 2/5 apparaît nettement comme une phyllotaxie d'équilibre qui laisse difficilement percer ses secrets.

Conclusion

L'examen des anomalies phyllotaxiques montre que les contacts entre les feuilles laissent le choix entre plusieurs tracés d'hélices foliaires, dont le nombre est soit deux, soit trois. Dans certains cas, il semble bien qu'au niveau des feuilles jumelles il y ait trois hélices, mais leur continuation dans la disposition supérieure orthotrope-spiralée 2/5 n'est ni facile à prouver, ni facile à réfuter. L'étude des anomalies n'apporte pas de précision sur l'interprétation de la disposition spiralée 2/5 du *Castanea* par 2 ou par 3 hélices foliaires.

BOURGEONS DES POUSSES FEUILLÉES

Les pousses annuelles dont nous venons d'étudier la phyllotaxie sont dues au développement de bourgeons.

Le sens exact attribué au mot *bourgeon* est le sujet de controverses. DE CANDOLLE, en 1827, signale les différences entre les sens donnés par les botanistes d'une part, et par les agriculteurs d'autre part. « Pour les botanistes, écrit-il, le *bourgeon* ne désigne pas la jeune pousse, mais l'ensemble des écailles ou tuniques qui l'entourent ou la protègent pendant sa jeunesse ». Nous pensons que cette définition sépare les écailles du reste de la future pousse et rien ne justifie vraiment une telle distinction. « Pour les agriculteurs, écrit encore DE CANDOLLE, les *bourgeons* sont les jeunes branches des végétaux vivaces, les jeunes pousses ou scions des botanistes ». Cette extension du terme arrive à confondre la jeune pousse et le *bourgeon* qui l'a formée. La définition donnée par DUCHARTRE (1911) dans son livre « *Eléments de Botanique* » nous a paru plus raisonnable bien qu'un peu longue : « Un *bourgeon* est une formation complexe dans laquelle une extrémité d'axe, essentiellement vivant et destiné à se développer en une pousse nouvelle, est abritée, pendant le temps du repos de la végétation, sous une enveloppe de feuilles ou de portions de feuilles presque toujours modifiées dans leur consistance et leurs dimensions normales ». Dans le même texte DUCHARTRE écrit : « Un *bourgeon* est le germe d'une pousse ». Dans une publication récente, L. PLANTEFOL et A. M. PREVOST ont clairement exposé les « vicissitudes du mot *bourgeon* » depuis 1800, les différents sens qui lui ont été attribués, enfin le sens actuel adopté par les botanistes.

Dans l'étude qui va suivre, le mot *bourgeon* désigne un ensemble constitué par un axe jeune et très court, porteur de formations foliaires à des stades plus ou moins jeunes et produites par le fonctionnement du méristème qui termine l'axe. L'arrêt de la croissance est suivi de la formation de *bourgeons* à l'extrémité des tiges et même si, pour des raisons quelconques, ces axes courts, porteurs de jeunes feuilles, ne se développent jamais en pousses feuillées (cf. espèces sympodiales), la structure de ces extrémités de tiges est si proche de celle des *bourgeons* qui subsistent pendant l'hiver, qu'il n'y a aucune raison de leur donner une autre appellation surchargeant inutilement le vocabulaire du botaniste.

Notre étude des *bourgeons*, préliminaire à celle des méristèmes, comprend : la biologie des *bourgeons*, leur constitution et la signification morphologique de leurs constituants.

I. — BIOLOGIE DES BOURGEONS

Une pousse annuelle d'arbre porte plusieurs bourgeons : l'un d'eux est situé à l'extrémité libre de la tige (bourgeon terminal) et les autres sont à l'aisselle de chaque feuille (bourgeons axillaires). En réalité, dans une plante obtenue par germination, le seul bourgeon terminal est celui qui provient de la gemmule ; tous les autres sont d'origine axillaire plus ou moins récente. Sur un arbre appartenant aux Cupulifères, il n'est guère possible de reconnaître le bourgeon terminal originel ; tous les bourgeons situés à l'extrémité des pousses feuillées sont équivalents et chacun joue, pour la tige qui le porte, le rôle de bourgeon terminal. C'est pourquoi nous appellerons « bourgeon terminal » tout bourgeon situé à l'extrémité d'une pousse, même si celle-ci est un jeune rameau axillaire. Le rôle de ce bourgeon est variable suivant les espèces et permet de distinguer, chez les Cupulifères étudiées, deux modes de croissance.

1°. — CROISSANCE SYMPODIALE

Chez le *Castanea* sp. et le *Corylus avellana*, les bourgeons terminaux meurent et tombent avant l'hiver, soit en été, soit en automne. Seuls subsistent les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles de l'année. La reprise de croissance est assurée par le développement d'un ou de plusieurs bourgeons axillaires sous-jacents. On dit que la croissance des axes de *Castanea* sp. et de *Corylus avellana* est de type sympodial.

La vie de chaque méristème se trouve ainsi réduite par la chute annuelle des bourgeons terminant les pousses.

2°. — CROISSANCE MONOPODIALE

Chez le *Quercus* sp. et le *Fagus silvatica*, les bourgeons terminaux poursuivent indéfiniment leur fonctionnement.

Chez le *Quercus* sp., les trois ou quatre bourgeons axillaires, portés par la tige feuillée de la première année, produiront l'année suivante des pousses à peine moins fournies que celle provenant du bourgeon terminal. La ramification est précoce et tous les bourgeons sont sensiblement équivalents.

Par contre, chez le *Fagus silvatica*, seul le bourgeon terminal forme une pousse feuillée au cours des premières années. Les bourgeons axillaires se développent lentement ; ils n'atteignent une grosseur voisine de celle du bourgeon terminal qu'après plusieurs années, parfois jamais, et ils ne se transforment en pousse feuillée que de façon exceptionnelle.

Lorsque le plant est âgé de quelques années (de 5 à 10, parfois davantage), les bourgeons axillaires de la pousse feuillée terminale se développent : c'est la première ramification. La prédominance du bourgeon terminal originel reste encore importante à ce stade. Ainsi, sur le rameau terminal, tous les bourgeons de la pousse feuillée fonctionneront l'année suivante. Sur les rameaux axillaires seul le bourgeon terminal produira une pousse, tandis que les bourgeons axillaires, petits, grossiront lentement au cours des années ultérieures et ne se transformeront que très rarement en pousse feuillée. Après un nombre d'années variable suivant les individus (3 à 5), les rameaux axillaires se ramifient comme le rameau terminal. A ce stade, le bourgeon terminal originel n'a plus un fonctionnement prépondérant. On peut alors simplement distinguer des *pousses principales*, dont tous les bourgeons produisent chaque année des pousses feuillées, et des *pousses latérales* où seul le bourgeon terminal fonctionne, tandis que les bourgeons axillaires ont une formation lente, nécessitant plusieurs années et bien souvent incomplète.

Les modalités de croissance sympodiale ou monopodiale ont été observées depuis fort longtemps. DE CANDOLLE, en 1827, parle de la présence et du fonctionnement continu du bourgeon terminal dans le cas du Chêne et de son absence ou avortement chez le Noisetier. BRAUN (1853), également, signale ces deux types de croissance principalement chez les plantes à rhizome. SACHS, en 1874, parle de fonctionnement sympodique en appliquant à ce terme une signification parfois un peu différente de l'actuelle ; il en fait une subdivision du système dichotomique : « le système dichotomique est sympodique quand l'une des branches se développe plus puissamment que l'autre, d'où formation d'une tige principale dont les petites branches des fourches paraissent être des rameaux latéraux ; cette tige principale apparente, composée en réalité des pieds des dichotomies successives placées bout à bout, s'appelle un *sympode* (exemple *Adiantum pedatum*) ». Dans la même publication SACHS signale que, chez le *Corylus*, « le sommet ou bourgeon terminal de la branche avorte, tandis que le bourgeon latéral le plus rapproché se développe d'autant plus vigoureusement de manière à paraître le prolongement de la branche mère ».

Certains auteurs du siècle dernier plaçaient l'ensemble des feuillus parmi les espèces sympodiales. Au début de ce siècle, en 1911, CHODAT dans son livre « Principes de Botanique » présente le *Fagus silvatica* comme type de croissance définie ou sympodiale sans qu'il soit possible de comprendre pourquoi ni par le texte, ni par les illustrations. Les auteurs de cette époque pensaient que le mode de croissance sympodial était toujours dû à une floraison terminale ; CHODAT écrit ainsi : « le bourgeon terminal, plus tôt ou plus tard, selon les espèces, cesse de s'accroître ou se transforme en une fleur ou un rameau florifère qui tombe après fructification ».

Ceci n'est pas une règle absolue ; chez les Cupulifères étudiées, les

formations florales ou inflorescentielles sont axillaires, le fonctionnement sympodial observé chez le *Corylus* et le *Castanea* est simplement dû à la chute précoce du bourgeon terminant la pousse de l'année. De plus le *Fagus silvatica*, signalé comme espèce sympodiale « typique », est de toute évidence du type monopodial, comme nous venons de le voir.

II. — CONSTITUTION DES BOURGEONS

1°. — Espèces sympodiales

(Genres *Castanea* et *Corylus*)

Les bourgeons de ces deux Cupulifères sont tout à fait semblables. Les exemples ont été choisis chez le *Castanea* ; les faits sont les mêmes chez le *Corylus*.

A. — BOURGEONS AXILLAIRES

a) Description.

Chaque bourgeon axillaire est entouré par deux *écailles basales* de grande taille et de large insertion. Lorsque ces deux écailles sont enlevées, on peut voir de nombreuses lames étroites à nervures parallèles. Ces lames sont insérées par paires et, en écartant chaque élément d'une paire, on aperçoit une très petite formation poilue. La pousse feuillée, produite par le bourgeon, montrera à sa base une seule paire d'écailles, les écailles basales du bourgeon. Les formations ultérieures seront des feuilles encadrées de leurs stipules.

Ainsi les lames insérées par paires sont des stipules ; *il n'y a que deux écailles véritables*, ce sont les écailles basales. Les premières stipules S1 ont un grand développement et les premières feuilles F1 sont très petites, dans le bourgeon ; et souvent, sur la pousse feuillée, les premières feuilles sont plus réduites que les autres. Les stipules suivantes sont de plus en plus étroites, tandis que les feuilles sont de plus en plus développées, les dernières étant, dans le bourgeon, de la taille des stipules, ou à peine plus grandes (Fig. 26, C à F montrant quelques étapes de la dissection d'un bourgeon axillaire de Châtaignier).

b) Vascularisation des écailles basales.

Les 4 ou 5 faisceaux de chaque écaille sont parallèles et sensiblement de même importance ; au niveau de l'insertion, ils se réunissent en trois branches qui se raccordent à la stèle par trois fenêtres, une centrale et deux latérales. Ce type de vascularisation est le même pour les 2 premières écailles de tous les bourgeons axillaires des espèces étudiées.

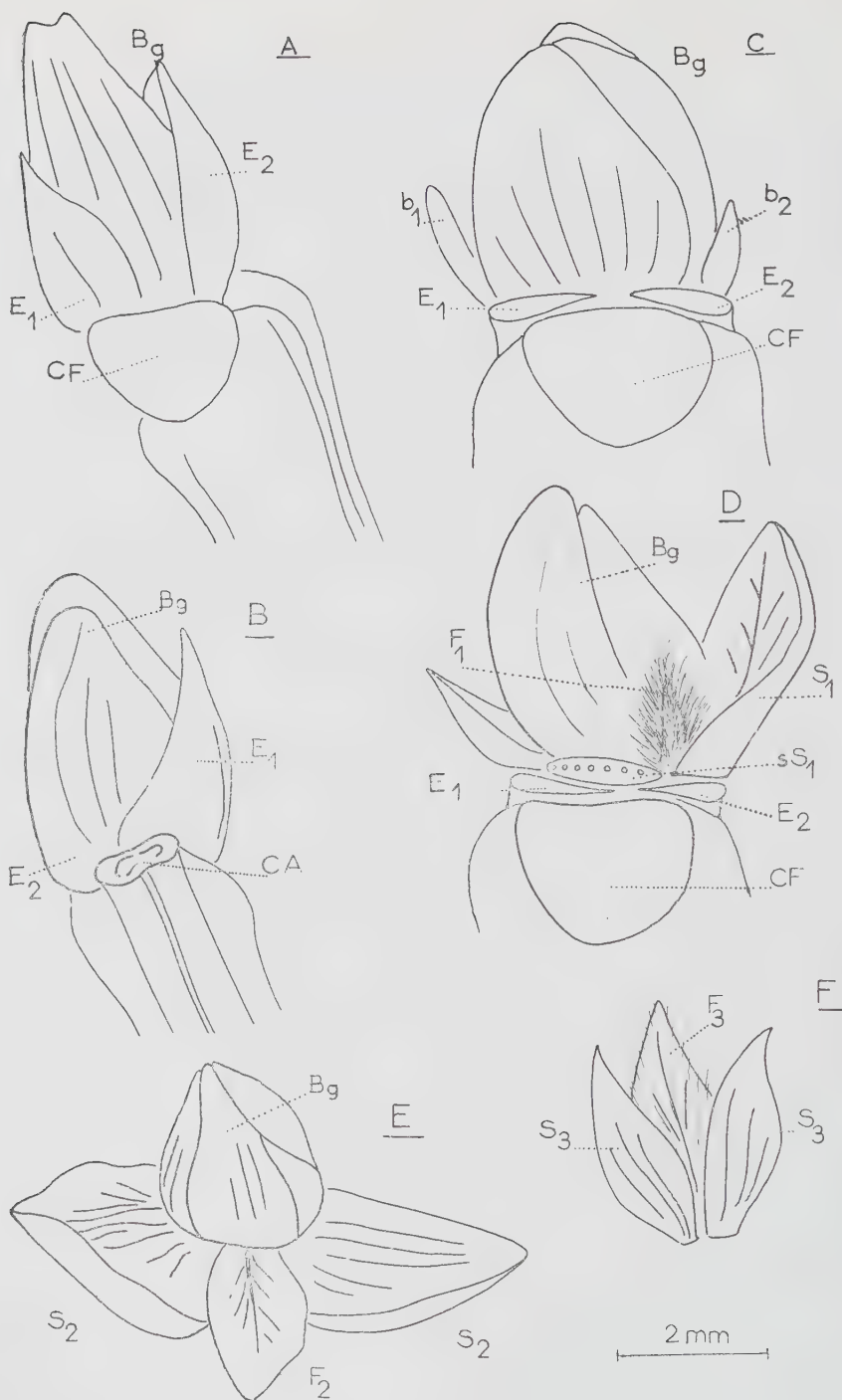


Fig. 26. — Dissection d'un bourgeon axillaire de *Castanea* sp.
(A et B) Aspect externe du côté de la feuille axillante et du côté de l'axe CA.

c) *Phyllotaxie des premières formations d'un bourgeon axillaire.*

Chez le Châtaignier et le Coudrier, les deux écailles basales sont insérées en alternance avec la feuille axillante et l'axe du rameau. Les angles d'insertion et de divergence ont une même valeur moyenne voisine de 170° .

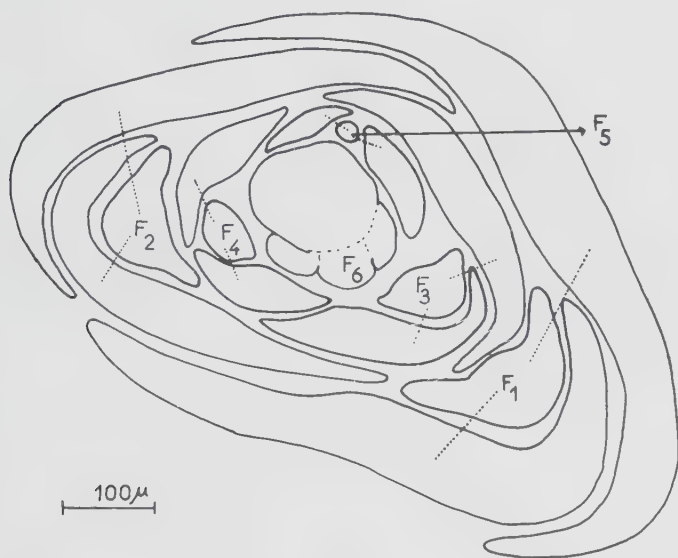


Fig. 27. — Section d'un bourgeon de *Castanea* sp. prélevé en hiver et dont les deux écailles basales ont été ôtées.

La disposition plagiotrope-distique est typique jusqu'à F_4 , l'apparition d'une feuille F_5 dans le secteur supérieur correspond au passage à une disposition spiralée.

Les feuilles suivantes sont insérées isolément et il est fréquent que l'angle d'insertion de la première feuille soit plus grand que celui des autres ; les angles de divergence subissent des oscillations régulières entre 140° et 220° , caractéristiques de la disposition plagiotrope-distique qui représente ainsi le type phyllotaxique initial des pousses axillaires. La

(C) Après section des deux écailles E_1 et E_2 .

(D) Après section d'une stipule S_1 de la première feuille F_1 .

(E) Ecartement des éléments de la feuille F_2 .

(F) Feuille 3 et ses stipules.

Bg = bourgeon ; E_1 , E_2 écailles ; CF cicatrice pétiolaire de la feuille axillant le bourgeon ; CA cicatrice de l'axe de l'extrémité du rameau porteur du bourgeon ; S_1 , S_2 , S_3 stipules ; sS, sS₁, section de la stipule S_1 ; F_1 , F_2 , F_3 , feuilles.

disposition orthotrope-spiralée est toujours ultérieure, elle se produit plus ou moins rapidement suivant les rameaux (cf. Fig. 27).

L'interprétation phyllotaxique des écailles et des feuilles ne pose ici aucun problème. La présence de deux écailles opposées au début du fonctionnement du jeune méristème axillaire semble bien confirmer l'hypothèse la plus plausible, celle qu'il y a *deux hélices foliaires*.

B. — BOURGEONS TERMINAUX

Les bourgeons qui terminent les pousses du *Castanea* au début de l'été paraissent entourés d'écailles étroites. A la dissection, on s'aperçoit que ces « écailles » sont en réalité les stipules de très jeunes feuilles, au nombre de 3 à 4 par bourgeon. La disposition des feuilles de la pousse se continue dans son bourgeon terminal. Aucune difficulté d'interprétation phyllotaxique ne se présente donc chez le *Castanea* ou le *Corylus*, ni dans les bourgeons axillaires, ni au niveau des bourgeons terminaux ; il n'en est pas de même chez le *Fagus* ou le *Quercus*.

2°. — Espèces monopodiales

(Genres *Fagus* et *Quercus*)

Qu'ils soient axillaires ou terminaux, les bourgeons de *Fagus silvatica* et de *Quercus* sp. sont constitués par de nombreuses écailles brunes non chlorophylliennes, entourant de jeunes ébauches foliaires et stipulaires.

A. — BOURGEONS AXILLAIRES

Les bourgeons axillaires possèdent, *en plus* des formations contenues dans les bourgeons terminaux, deux écailles basales de grande insertion et souvent caduques. Chez le *Quercus* sp., l'angle d'insertion de ces écailles basales est légèrement inférieur à 170° et l'angle de divergence est voisin de 150° . Ces écailles sont insérées dans un plan perpendiculaire à celui de la feuille axillant le bourgeon. Chez le *Fagus silvatica*, il n'y a parfois qu'une seule et large écaille basale dont l'insertion atteint près de 360° et dont la chute est très précoce.

Les nombreux faisceaux parallèles des écailles basales se réunissent en trois branches, deux latérales importantes et une médiane réduite qui s'incorpore à la stèle par 3 fenêtres. L'angle d'insertion vasculaire est de l'ordre de 180° , comme pour un ensemble feuille-stipule.

B. — BOURGEONS TERMINAUX DE *Fagus silvatica*

L'étude phyllotaxique d'un bourgeon comporte l'étude de la disposition des écailles et celle des feuilles. La disposition des feuilles est identique dans les bourgeons et sur les pousses feuillées précédemment étudiées ; nous en ferons un rappel bref avant de décrire les dispositions des nombreuses écailles ; ensuite nous chercherons une interprétation phyllotaxique satisfaisante pour les deux types de formation. Nous avons pris pour exemple le *Fagus silvatica* (Fig. 28).

a) *Disposition des feuilles*, interprétation phyllotaxique.

Chaque bourgeon contient en hiver de 3 à 5 jeunes feuilles, dont une est encore à l'état d'ébauche. Ces feuilles, encadrées de leurs stipules, sont disposées sur deux lignes, suivant le type plagiotrope-distique ; l'interprétation phyllotaxique en est aisée au moyen de deux *hélices* foliaires redressées dont le tracé présente parfois de légères sinuosités. De plus, la très large insertion de la feuille et de ses stipules permet d'envisager la possibilité d'une seule *hélice* située sur la face inférieure du rameau et dont le tracé est celui d'une ligne brisée.

b) *Disposition des écailles*, interprétation phyllotaxique.

Les écailles d'un bourgeon de *Fagus silvatica* sont fines, étroites, parcheminées et nombreuses (de 16 à 20). La superposition des écailles 2 et 6 par deux tours de spire (dextre ou senestre) indique un angle de divergence moyen de $\frac{2}{4} \cdot 360 = 180^\circ$; mais la mesure directe d'une écaille à la suivante montre des variations périodiques : 180° , 110° , 180° , 250° . Ces écailles sont réparties sur quatre génératrices correspondant à quatre secteurs de l'anneau initial. Ces secteurs sont opposés deux à deux, mais d'un groupe à l'autre ils forment un angle de 70° et non un angle droit, comme c'est le cas dans la disposition opposée-décussée. A chaque niveau, les écailles sont insérées 2 par 2 dans deux secteurs opposés. L'angle d'insertion de chacune est légèrement supérieur à 180° , les bords des écailles opposées se chevauchent (Fig. 28, A-B). Ces écailles sont ainsi deux fois plus étroites que les écailles basales dont l'insertion est de 360° . Nous les appellerons les *écailles étroites*.

Avant même de connaître l'origine ontogénique des écailles, il paraît logique de penser que l'interprétation phyllotaxique doit être la même pour les écailles et pour les feuilles d'un même bourgeon, soit une ou deux *hélices* dont nous allons envisager les divers tracés possibles.

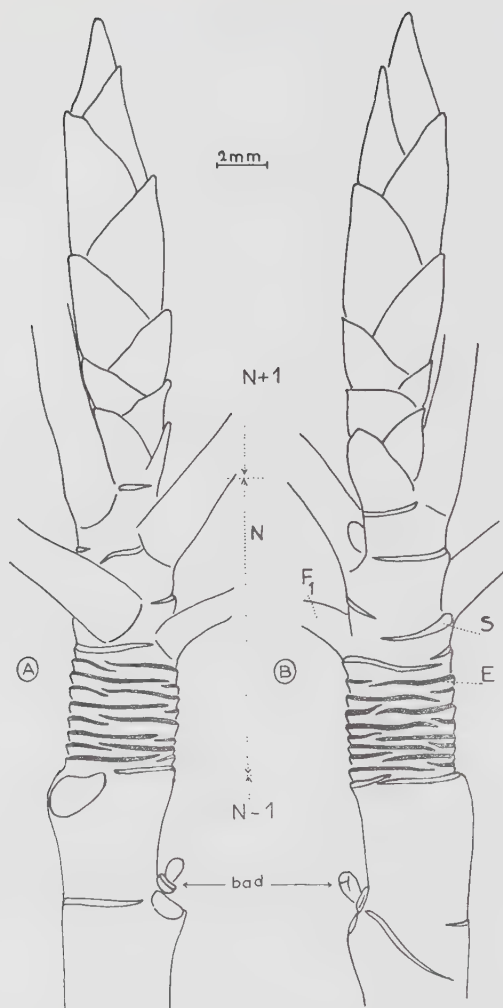


Fig. 28. — Morphologie externe des rameaux de *Fagus silvatica*.

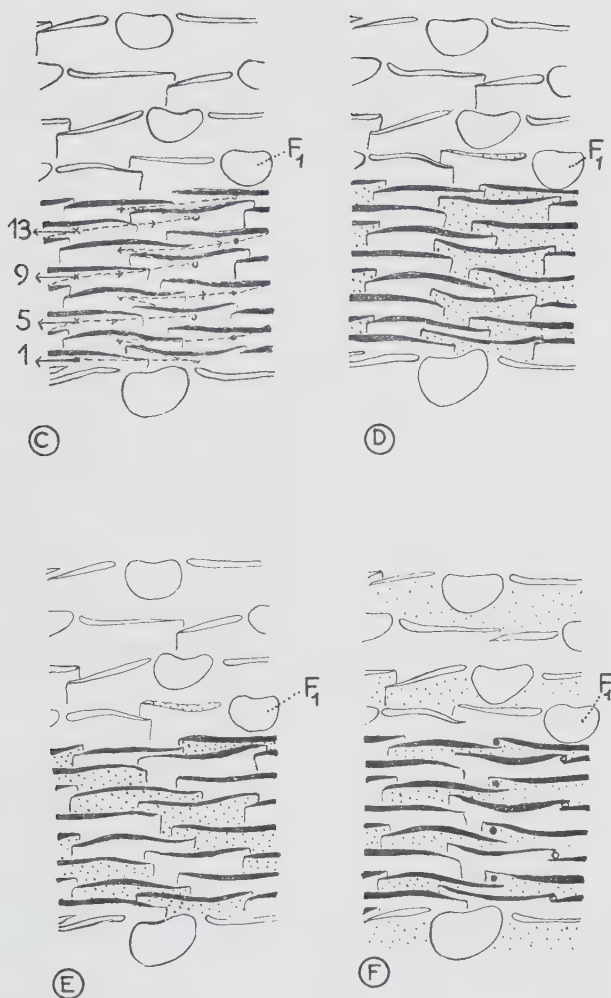
(A) Aspect de la face inférieure d'un rameau de Hêtre en septembre.

(B) Aspect de la face supérieure du même rameau. On remarquera la prédominance des insertions foliaires sur la face inférieure.

La pousse de l'année N porte 4 feuilles et les cicatrices de 16 écailles étroites (traits pleins) et de 4×2 stipules (double trait). Le relevé phyllotaxique de la pousse N montre la similitude des dispositions des écailles étroites et des stipules.

N-1, N, N + 1 = portions du rameau correspondant aux pousses annuelles des années N-1, N, et N + 1.

b.a.d. = bourgeon axillaire dormant.



Interprétations phyllotaxiques :

(C) *Hypothèse d'une seule hélice.* La règle de contiguïté implique un tracé en zig-zag fréquent. Ce tracé est figuré en tiret joignant le milieu de chaque écaille.

(D) *Hypothèse de deux hélices redressées légèrement sinueuses.*

(E) *Hypothèse de deux hélices enroulées senestres.*

Les deux hypothèses précédentes (D) et (E) aboutissent à placer les deux stipules de la feuille F sur deux hélices différentes, ce qui est un non-sens.

(F) *Groupe ment des écailles par paires* considérées comme des unités. Le milieu de ces unités est figuré par un point noir pour une hélice, un point blanc pour l'autre. Ces deux hélices sont dans l'alignement des hélices foliaires. La possibilité d'une hélice unique passant alternativement par les points blanc et noir n'est pas plus à écarter au niveau des écailles qu'au niveau des feuilles. — Les écailles appartenant à la même hélice sont ponctuées dans les hypothèses de deux hélices.

— *Une hélice foliaire :*

La règle de contiguïté entre les feuilles implique, pour le tracé d'une hélice unique, de fréquents changements de sens que la disposition des écailles ne justifie pas (Fig. 28 C).

— *Deux hélices foliaires :*

Trois tracés sont possibles :

1 — 3 — 5 — 7 — 9 } deux hélices très redressées (Fig. 28 D).
2 — 4 — 6 — 8 — 10 }

1 ——— 4 — 6 — 7 — 9 } deux hélices senestres
2 — 3 — 5 ————— 8 — 10 } (Fig. 28 E).

1 — 3 ————— 6 — 8 — 9 } deux hélices dextres.
2 — 4 — 5 — 7 ————— 10 }

Tous ces tracés ont un inconvénient majeur : si on continue au niveau des feuilles le tracé des deux hélices, en utilisant les mêmes modes de contiguïté qu'au niveau des écailles, on est obligé de placer chacune des stipules d'une même feuille sur deux hélices différentes, ce qui est impossible. Deux solutions se présentent alors :

— *ou bien* il n'y a pas d'interprétation phyllotaxique commune aux écailles et aux feuilles d'un même bourgeon, ce qui est difficile à admettre ;

— *ou bien* il y a une interprétation commune, auquel cas les tracés précédents sont à rejeter.

c) *Recherche d'une interprétation phyllotaxique satisfaisante pour les écailles étroites et les feuilles.*

La similitude de la morphologie, et de l'insertion des écailles étroites, avec celles des stipules suggère de grouper par paires les écailles insérées au même niveau dans deux secteurs opposés et de considérer ce groupement comme une unité. Le point de contact entre les deux écailles ainsi réunies devient alors le centre de l'insertion pour le tracé que nous allons donner (Fig. 28 F).

(1-2) — (5-6) — (9-10)
(3-4) — (7-8) — (11-12)

Les groupes formés sont exactement superposés et se trouvent sur les mêmes lignes d'insertion que les feuilles. La difficulté essentielle est alors

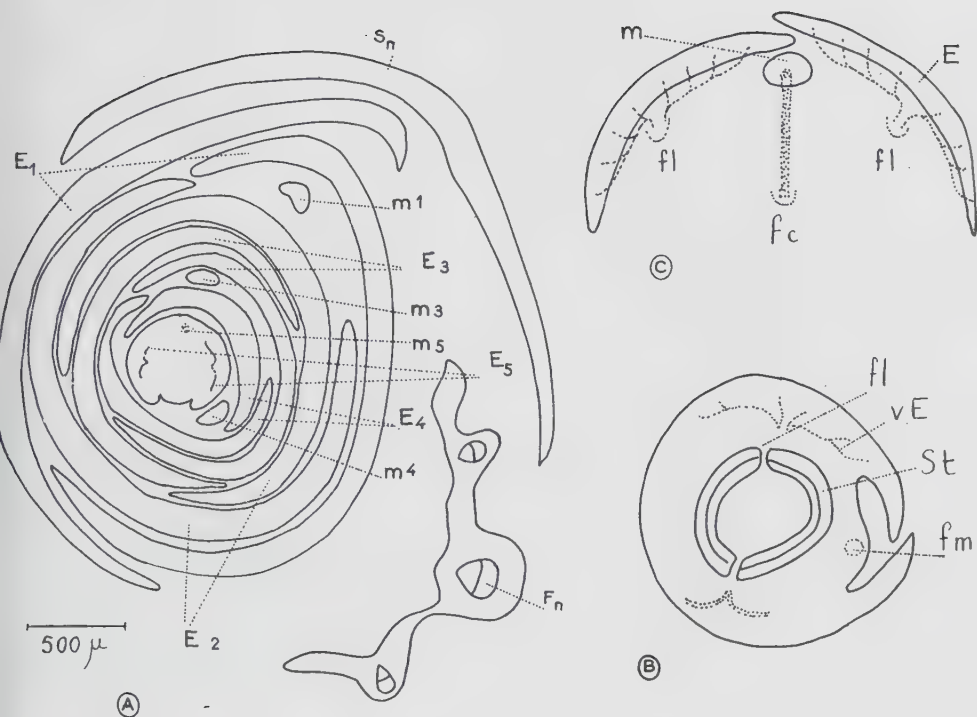


Fig. 29. — Les écailles dans un bourgeon de *Fagus silvatica*.

(A) Section d'un bourgeon terminal en juin à $40\ \mu$ du sommet du méristème. F_n est la dernière feuille bien formée, S_n une de ses stipules. E_1, E_2, E_3, E_4, E_5 , les cinq groupes de deux écailles du bourgeon en formation ; au milieu de chaque groupe un massif méristématique représente une ébauche de feuille ; chaque paire d'écailles correspond aux deux stipules d'une feuille qui ne se développe pas. m_1, m_2, m_3, m_4, m_5 , les massifs méristématiques, 1, est très différencié, quelques cellules mêmes y sont mortes ; m_2 qui n'est pas sectionné au niveau représenté est très réduit ; m_3 est bien différencié ; m_4 a encore quelques cellules méristématiques. On voit également la section de la cinquième paire d'écailles E_5 au stade de jeunes ébauches, l'angle d'insertion de l'ensemble est de 340° environ.

(B) Section d'un bourgeon d'automne au niveau des écailles ; fm faisceau réduit du massif m ; vE faisceaux des écailles qui se rassemblent en deux faisceaux au niveau du raccordement à la stèle par des fenêtres latérales fl. Ce type de vascularisation est tout à fait comparable à celui des stipules (cf. Fig. 6 A et B).

(C) Schéma de la vascularisation des formations de la figure (B).

l'absence de contact entre les groupes d'une même hélice, malgré leur totale superposition ; mais le fait identique existe dans la disposition des feuilles. L'hypothèse d'une seule hélice (1-2) — (3-4) — (5-6) — (7-8) au tracé en ligne brisée n'est pas à exclure.

Ainsi le groupement des écailles par paire conduit aux mêmes interprétations et aux mêmes difficultés rencontrées lors de l'étude des feuilles.

d) *Justification du groupement des écailles par paires.*

— La similitude de la vascularisation des écailles et des stipules fournit un premier argument favorable : les faisceaux sont parallèles dans chaque écaille ; ils se réunissent en deux branches au niveau de l'insertion et se raccordent à la stèle par une seule fenêtre. L'angle au centre formé par les fenêtres des écailles groupées est de l'ordre de 180° tout comme l'angle des fenêtres latérales d'une insertion feuille-stipules.

— Les jeunes stades offrent un argument ontogénique également favorable au groupement des écailles par paires. La figure 29 A représente la coupe transversale d'un bourgeon fixé en juin à $40\ \mu$ au-dessous du sommet méristématique. Des formations plus ou moins différenciées sont visibles entre les écailles d'une même paire. On peut, *a priori*, interpréter ces formations comme des feuilles non développées. La similitude de la vascularisation des écailles avec celle des stipules semble soutenir une telle hypothèse (cf. Fig. 29 B-C et Fig. 6 A). Obtenir le développement de ces formations en feuilles bien constituées serait un argument décisif. Une observation fortuite nous a suggéré les quelques expériences suivantes.

C. — ETUDE EXPÉRIMENTALE FAITE SUR LE *Fagus silvatica*

a) *Observation* d'un plant accidentellement décapité (Fig. 30 A).

Au début d'août, nous avons observé un plant de Hêtre, âgé de 6 ans, dont le bourgeon terminal avait été cassé à une date inconnue. Ce plant montrait le développement du bourgeon axillaire de l'avant-dernière feuille avant la cassure. La pousse formée portait seulement 12 écailles et 6 feuilles dont la dernière, peu développée, entourait de ses stipules un très petit bourgeon terminal (Fig. 30 A). La réduction du nombre des écailles (12 au lieu de 18) et l'augmentation du nombre des feuilles (6 au lieu de 4) nous ont suggéré de supprimer des bourgeons terminaux afin de provoquer le développement anticipé des bourgeons axillaires.

b) *Expérimentation.*

1. *Choix du matériel.* — On peut opérer sur des pousses d'arbre ou sur des jeunes plants ; les résultats obtenus sont analogues et seront exposés



Fig. 30. — Nature des écailles étroites des bourgeons de *Fagus silvatica*.

(A) Pousse produite par un bourgeon axillaire d'un plant accidentellement décapité. 12 écailles, 6 feuilles.

(B) Pousse due au développement d'un bourgeon axillaire dormant d'une pousse latérale. 8 écailles, 5 feuilles.

(C, D, E) Pousses produites par des bourgeons axillaires en cours de constitution, après suppression du méristème terminal. En juin : C — 12 écailles, 4 feuilles ; en mai : D — 6 écailles, 5 feuilles ; en mai : E — 2 feuilles atrophiées, 6 feuilles développées.

(F) Pousse d'un bourgeon témoin.

Les écailles sont représentées en pointillé.

Cette expérience montre la nature stipulaire des écailles étroites de *Fagus silvatica*. F : feuille ; S : stipule ; E : écaille.

globalement. D'autre part, le développement anticipé peut être tenté, provoqué soit sur les bourgeons dormants axillaires des pousses latérales, soit sur des bourgeons axillaires, en cours de constitution, des pousses feuillées de l'année. Voici quels sont les résultats obtenus dans l'un et l'autre cas.

2. *Développement provoqué de bourgeons dormants* portés par des pousses latérales ou par de très jeunes plants (âgés de 2 à 4 ans). — La décapitation a été faite dès le mois de février, donc avant le débouillage des bourgeons. Les pousses axillaires obtenues ont une moyenne de 8 écailles et portent de 4 à 5 feuilles bien développées. La figure 30 B montre le type de pousses obtenues. Les bourgeons axillaires des rameaux témoins n'ont pas produit de pousses, mais le nombre de leurs écailles est passé de 10 à 14 ou 16 en moyenne.

3. *Développement anticipé de bourgeons axillaires en cours de constitution*. — L'expérience a été faite sur des plants âgés de plus de 5 ans et sur des pousses d'arbre pendant le printemps. Les résultats obtenus sont variables suivant la constitution des bourgeons axillaires à la date de la suppression du bourgeon terminal :

— En *Juillet*, les pousses portent des bourgeons axillaires constitués de 16 à 18 écailles dont certaines sont à l'état d'ébauches. Le bourgeon terminal contient une vingtaine de feuilles et quelquefois les ébauches d'une feuille et de ses stipules. La suppression de ce bourgeon terminal produit parfois le développement d'un bourgeon sous-jacent, généralement celui de la dernière feuille avant la cassure. Il se développe une petite pousse feuillée ayant une quinzaine d'écailles et trois à quatre feuilles. Très souvent aussi la décapitation de la pousse ne provoque aucun développement axillaire.

— En *Juin*, les bourgeons terminaux ont environ 14 écailles et les bourgeons axillaires 12. Les pousses feuillées produites après suppression du bourgeon terminal n'ont que 10 à 12 écailles et 4 feuilles bien développées ; parfois une cinquième feuille entoure de ses stipules le méristème terminal (Fig. 30 C).

— En *Mai*, les bourgeons axillaires sont au stade de 6 écailles. Si on pratique la section du bourgeon terminal à cette époque, les pousses produites ont de 4 à 6 écailles et de 5 à 6 feuilles (Fig. 30 D).

— En *Avril*, les bourgeons axillaires n'ont encore que 4 écailles, dont 2 au stade ébauche. Leur développement anticipé produit des pousses ne comportant que 2 écailles. On peut même obtenir des pousses sans écailles ayant 8 feuilles dont 6 bien développées et 2 atrophiées (Fig. 30 E).

Les deux premières feuilles, atrophiées, correspondent aux deux écailles basales du bourgeon axillaire qui sont alors remplacées chacune par un ensemble feuille-stipules. Ce résultat, qui n'a été obtenu qu'une fois, montre la différence essentielle entre les deux écailles basales des bourgeons

axillaires et les écailles étroites ; les premières ont la valeur morphologique d'une feuille et de ses stipules, les autres sont des stipules.

Le développement des bourgeons axillaires portés par les *pousses témoins* non décapitées a fourni, au printemps suivant, des pousses ayant une moyenne de 18 écailles et 4 feuilles (Fig. 30 F).

c) Conclusions.

De ces expériences nous pouvons tirer les enseignements suivants :

— *Premièrement*, le bourgeon terminal d'une pousse joue vis-à-vis des bourgeons axillaires un rôle inhibiteur.

— *Deuxièmement*, plus la suppression du bourgeon terminal est précoce, plus le nombre des écailles est réduit sur la pousse produite par le bourgeon axillaire, tandis que souvent le nombre des feuilles y est augmenté.

— *Troisièmement*, les pousses développées n'ont pas plus d'écailles que les bourgeons axillaires n'en contenaient au moment de l'opération ; le débouillage anticipé des bourgeons provoque, au lieu et place de deux écailles étroites, le développement d'une feuille et de ses stipules ; souvent même les écailles étroites, qui étaient au stade ébauche dans le bourgeon, se retrouvent à l'état de stipules encadrant une feuille peu développée et les deux écailles basales peuvent même faire place sur la pousse à des ensembles feuille-stipules. Cette expérience montre que le *développement des formations réduites, situées entre les jeunes écailles contenues dans un bourgeon, est possible et qu'il donne une feuille*. Tout ceci justifie pleinement le groupement des écailles par paires sur un tracé phyllotaxique.

D. — BOURGEONS TERMINAUX DE *Quercus* SP.

Dans le genre *Quercus*, les écailles des bourgeons terminaux sont disposées sur dix génératrices au lieu de quatre chez le *Fagus silvatica*. A ce caractère près, ces écailles étroites posent le même problème phyllotaxique : leur interprétation morphologique et l'établissement de leur phyllotaxie deviennent faciles si on les groupe par paires. La justification de ce groupement peut être faite par plusieurs observations.

1°) Sur des coupes transversales de jeunes bourgeons en formation (Juin, Fig. 31 A), on peut souvent observer des cellules plus ou moins méristématiques qui forment *un massif entre les deux écailles d'une même paire*.

2°) Sur des coupes transversales de bourgeons d'hiver (Fig. 31 B), les massifs précédemment décrits existent, mais leurs cellules sont plus ou moins différenciées, souvent mortes. *Un seul bourgeon axillaire* est visible à l'aisselle de chaque massif, c'est-à-dire entre les deux écailles d'une paire.

Le raccordement vasculaire du système conducteur de cet unique bourgeon à la stèle se fait par deux arcs gemmaires ag visibles sur la figure 31 B.

3°) Les bourgeons axillaires de rejets vigoureux se développent la même année que le rejet et les pousses produites ne portent pas d'écailles étroites, mais des feuilles encadrées de leurs stipules. Ainsi le *massif méristématique compris entre deux écailles peut produire une feuille* dans certaines conditions qui se trouvent réunies naturellement dans le cas des rejets.

4°) *Tous ces faits montrent que les écailles étroites sont les stipules de feuilles qui normalement ne se développent pas, mais qui sont en puissance dans les massifs méristématiques (m).*

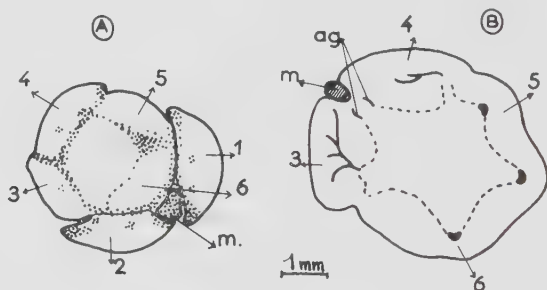


Fig. 31. — Bourgeons de *Quercus* sp.

(A) Coupe transversale d'un bourgeon en formation (juin), faite au niveau de l'insertion de deux écailles étroites 1 et 2. Entre celles-ci est visible un massif méristématique (m). On aperçoit les soubassements des écailles sus-jacentes 3, 4, 5 et 6.

(B) Coupe transversale d'un bourgeon d'hiver faite sous l'insertion des écailles étroites 3 et 4. ag : arcs gemmaires du système conducteur de l'unique bourgeon axillaire d'une paire d'écailles. Les raccordements vasculaires des écailles d'une même paire se font par des fenêtres écartées de 140° environ, tout comme les fenêtres latérales d'un ensemble feuille-stipules.

CONCLUSION

Signification morphologique des écailles

Cette étude des bourgeons nous a montré deux types d'écailles : les écailles basales, présentes uniquement dans les bourgeons *axillaires* de toutes les espèces étudiées, et les écailles étroites présentes seulement chez les espèces sympodiales.

ÉCAILLES BASALES.

Elles existent dans tous les bourgeons axillaires ; ce sont les seules écailles des bourgeons des espèces sympodiales. Elles sont au nombre de

deux ; parfois il n'y en a qu'une chez le *Fagus silvatica*. Leur angle d'insertion est du même ordre de grandeur que celui d'un ensemble feuille-stipule. Le raccordement des faisceaux à la stèle se fait par trois fenêtres et l'angle d'insertion vasculaire a une valeur voisine de celui d'une feuille de l'espèce. Par les fenêtres latérales passent la majorité des faisceaux de l'écaille, par la fenêtre médiane seulement deux ou trois faisceaux du milieu de l'écaille.

Sur les pousses axillaires de rejets, il arrive souvent que les deux premières formations ne soient pas des écailles, mais des feuilles au limbe plus ou moins réduit, encadrées de stipules. Les pousses courtes portent parfois des écailles basales à trois lobes dont la vascularisation est identique à celle d'une feuille et de ses stipules.

Chaque écaille basale a la signification morphologique d'un ensemble feuille-stipules.

ÉCAILLES ÉTROITES.

Le groupement de ces écailles par paires a été imposé par l'étude phyllotaxique comme le seul moyen d'appliquer aux dispositions des écailles et des feuilles la même interprétation phyllotaxique. Le groupement par paires a été, de plus, justifié par diverses observations et quelques expériences. *Chaque paire d'écailles étroites est une paire de stipules, dont la feuille correspondante ne se développe pas normalement, mais peut le faire dans certaines conditions.* Ce fait ne pouvait pas être mis en évidence par la théorie de la spirale génératrice : celle-ci en effet ne tient compte que de la position des formations et peut sans peine proposer des interprétations. Par contre, la théorie des hélices foliaires basée essentiellement sur les dimensions et des positions relatives des insertions a montré l'impossibilité d'interpréter chaque écaille étroite comme une unité.

La constitution des bourgeons chez les espèces sympodiales ou monopodiales apparaît de ce fait beaucoup plus homogène, les feuilles se développent jusqu'au stade jeune feuille dans le premier cas, demeurent au stade primordium dans l'autre cas.

DEUXIEME PARTIE

ÉTUDE DES MÉRISTÈMES

HISTORIQUE ET INTRODUCTION A L'ETUDE DES MERISTEMES

I. — APERÇU HISTORIQUE RAPIDE

Les premières études de méristèmes faites sur des Algues et des Cryptogames vasculaires par NAEGELI et HOFMEISTER ont mis en évidence une cellule apicale dont les cloisonnements paraissent fournir tout le matériel cellulaire de l'apex. Cette cellule fut appelée : *initiale apicale*.

L'application de cette théorie à tout le règne végétal ne manqua pas d'être faite et suggéra des controverses nombreuses. A propos des Phanérogames, HANSTEIN repoussa la notion de cellule initiale apicale unique ; il la remplaça par la notion de cellules initiales apicales multiples, par exemple trois, dont le fonctionnement donnerait 3 feuillets qu'il appelle histogènes ; ces feuillets sont : le dermatogène fournissant l'épiderme, le périblème donnant l'écorce, le plérôme devenant le cylindre central. Séduisante par la ressemblance qu'elle donne du règne végétal avec le règne animal, cette théorie n'a plus guère d'adeptes.

SCHMIDT en 1924 fournit, après KOCH, et d'une façon plus claire, un schéma explicatif des méristèmes. Il y distingue une tunica assurant la croissance en surface, et un corpus assurant la croissance en volume.

LOUIS a suivi cette théorie en lui donnant une forme, un caractère assez mécanique.

D'abord abandonnée, puis dépassée, il n'est resté de la théorie que les deux termes de tunica et corpus, adoptés par les auteurs modernes qui en gardent la valeur descriptive, tout comme peuvent être utilisés en phyllo-taxie les termes de divergence et de spirale génératrice.

Depuis 1928 de nombreux auteurs, PRIESTLEY (1928), FOSTER (1938), MAJUMDAR (1942), PHILLIPSEN (1948), ont remarqué une zonation de l'apex, distinguant des cellules périphériques et des cellules-mères centrales, l'ensemble étant produit par les cellules apicales initiales.

Les auteurs allemands désignent cette zone périphérique sous le nom de « Flankenmeristem » ; les auteurs anglo-saxons sous le nom de « Peripheral meristem » (CROSS, 1943). Dans l'esprit de ces auteurs, tous les tissus de la plante dérivent, par l'intermédiaire des cellules centrales et des cellules périphériques, d'un petit nombre de cellules initiales apicales. Ceci correspond à une initiation par étapes successives.

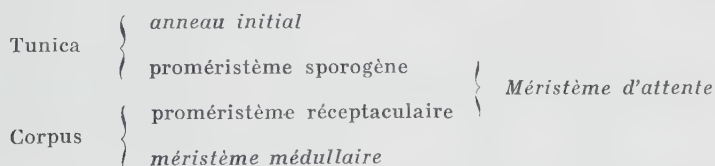
Ces notions ont été adoptées par POPHAM qui s'en est servi pour dresser une classification des plantes vasculaires, suivant le type et le nombre des initiales apicales.

L. PLANTEFOL, à la suite de ses recherches phyllotaxiques, a été amené à bouleverser les théories phyllotaxiques dites classiques et par là même à modifier l'interprétation du fonctionnement des méristèmes. La multiplicité des hélices foliaires, le fonctionnement de plusieurs centres générateurs, impliquent une zone initiale latérale et non pas sommitale ; « *Formant un « anneau initial » à quelque distance du sommet, se trouve un tissu phyllogène à divisions d'abord anticlines, qui a fourni, en constituant des hélices foliaires où les règles de contiguïté sont appliquées, les feuilles qui recouvrent la tige.* Une masse axiale de tissu méristématique, à divisions longitudinales, le corpus, donne la moelle et sans doute quelque peu de cylindre central », écrit PLANTEFOL.

La suppression des deux épaisseurs de cellules apicales chez *Vicia Faba* ne perturbe pas l'édification de la pousse feuillée ; PLANTEFOL a interprété ce fait comme une preuve absolue du rôle passif de ces cellules apicales dans la formation de la tige.

« Effectivement, les cellules de la « Central mother cells », écrit BERSILLON, ont un aspect qui laisse supposer une activité réduite et une faible prolifération qui paraît insuffisante pour régénérer l'anneau initial utilisé à la formation de feuilles nouvelles ». En 1949, PLANTEFOL suggère que ces cellules pourraient jouer un rôle actif au moment de l'ontogénèse florale (p. 338, Ontogénèse de la fleur). BUVAT, en appliquant la rigueur d'une étude cytologique poussée, a assuré des bases solides à une théorie qui n'était à l'origine que la conséquence logique des observations phyllotaxiques.

Voici un schéma donné par BUVAT en 1951.



En fait, dans de nombreuses publications des élèves de BUVAT et de PLANTEFOL, le terme corpus est généralement appliqué à une zone lenticulaire située entre la tunica et le méristème médullaire, et dans laquelle le sens de cloisonnement est variable. A la vérité, la délimitation du corpus et du méristème médullaire n'est pas toujours aisée.

BERSILLON, LANCE, CATESSON, POUX, MUSTAPHA ont confirmé la théorie de l'anneau initial chez les Angiospermes ; CAMEFORT, travaillant sur les Conifères, a également distingué :

- une zone apicale peu active ;
- une zone organogène qui forme des feuilles.

BERSILLON et LANCE ont mis l'accent sur la périodicité du fonctionne-

ment de l'anneau initial qui se présente sur son pourtour à des stades divers et dont chaque secteur passe successivement par les phases suivantes (Thèse de BERSILLON, p. 429) : phase morphogène (initiation), phase de restauration ou de régénération de l'anneau initial, phase de repos relatif. Cette dernière phase est parfois très longue (Papavéracées), parfois très réduite (*Lathyrus*, travaux de VESCOVI).

Ces diverses phases présentent certaines caractéristiques visibles sur coupes longitudinales.

Dans la phase d'initiation, on observe les mitoses périclinales dans les assises tunicales, le plus souvent dans la deuxième assise chez les Dicotylédones. Ces mitoses contribuent à l'élargissement horizontal du méristème et sont considérées comme les premières de l'initiation.

Certains auteurs se servent de l'emplacement des divisions périclinales pour définir le nombre des assises tunicales, nombre variable suivant les espèces et parfois suivant le stade de développement d'une même espèce. Ces auteurs considèrent ainsi, suivant le schéma donné par BUVAT, que l'anneau initial ne comporte pas de cellules du corpus.

A la phase de restauration ou de régénération de l'anneau initial, on observe des divisions anticlines à l'aisselle du dernier primordium formé, divisions dont le rôle est de restaurer la zone annulaire organogène largement entamée par la surrection du primordium.

La phase de repos relatif n'a d'autres caractéristiques que de montrer un massif de cellules méristématiques que n'affecte aucune division.

L'ensemble de cette périodicité, appelé par A. LANCE le *fonctionnement plastochronique*, caractérise la présence d'un anneau initial.

Un autre caractère très souvent utilisé est celui de la richesse des cellules en ribonucléo-protéines (RNP), décelable par une technique mise au point par BRACHET et qui porte son nom : test de BRACHET (chapitre technique), dont l'application à la cytologie végétale a été faite pour la première fois par H. CAMEFORT.

Cette recherche permet de déterminer une *zonation du méristème* qui met en évidence trois territoires sur une coupe longitudinale axiale :

- 1) une zone apicale axiale pauvre en RNP,
- 2) deux zones latérales riches en RNP,
- 3) une zone centrale à cloisonnements horizontaux plus ou moins riche en RNP.

Les 3 territoires ci-dessus se superposent en pratique aux territoires définis précédemment par BUVAT :

- 1) méristème d'attente,
- 2) sections de l'anneau initial,
- 3) méristème médullaire.

II. — CHOIX DU MATERIEL, PLAN ADOPTE

Les modes de croissance, lente ou rapide, courte ou prolongée, et les différentes dispositions foliaires spiralée ou distique, existent chez le *Castanea sativa* qui a été choisi pour l'étude des méristèmes.

Dans un premier chapitre, nous suivrons l'évolution du méristème apical contenu dans les bourgeons d'hiver, ses variations de forme et de structure au cours de la formation de la pousse feuillée suivant les divers modes de croissance, enfin l'évolution du méristème pendant que se constitue au sommet du rameau un bourgeon terminal caduc.

Dans un deuxième chapitre nous étudierons les étapes de la morphogénèse des feuilles et des stipules.

Un troisième chapitre traitera des méristèmes axillaires : d'abord les méristèmes axillaires végétatifs jusqu'à la constitution des bourgeons d'hiver, ensuite les méristèmes axillaires inflorescentiels dont l'étude sera faite après l'examen morphologique externe des hampes d'inflorescence développées.

TECHNIQUES.

Les coupes ont été faites sur des échantillons fixés par des fixateurs soit histologiques (Bouin, Navachine), soit cytologiques (Helly, avec ou sans post-chromisation, Regaud, avec post-chromisation); dans les cas ci-dessus les coupes ont été colorées à l'hématoxyline. L'application du test de Brachet sur des coupes d'échantillons fixés au mélange alcool-formol-acide acétique permet la coloration sélective des RNP par la pyronine.

L'hématoxyline et la pyronine colorent les différents territoires de l'apex d'une manière plus ou moins intense. Ces différences de coloration des cellules permettent d'observer une zonation du méristème qui peut être découpé en divers territoires : une zone apicale, une zone centrale sous-jacente et deux zones latérales. *Pour un même matériel et pour un même stade les zonations obtenues par la chromaticité des cellules à l'hématoxyline et par la pyronine sont généralement superposables.*

Pour faciliter l'orientation des coupes longitudinales, les échantillons ont été prélevés le plus souvent possible sur des pousses à disposition distique. Or cette disposition est rarement pure : l'insertion des feuilles est décalée vers la face inférieure du rameau et le plan axial d'un méristème n'est pas exactement le même que celui des feuilles. C'est pourquoi très souvent les photographies de coupes axiales de l'apex montrent la section latérale des ébauches et des primordiums.

FONCTIONNEMENT DU MERISTEME TERMINAL DE *CASTANEA SATIVA*

I. — EVOLUTION DES MERISTEMES

Cette évolution a été suivie à partir des bourgeons d'hiver jusqu'à la constitution du bourgeon terminal de la jeune pousse. Les méristèmes des pousses courtes et ceux des pousses longues ont certains stades communs et d'autres différents.

Sur les *pousses courtes*, les bourgeons d'hiver contiennent, avant débourrage, des jeunes formations foliaires en nombre sensiblement égal à celui des feuilles portées par les pousses produites par ces bourgeons. Par contre, les *pousses longues* des branches de taillis, et à plus forte raison les rejets, portent un nombre de feuilles de beaucoup supérieur à celui des formations foliaires contenues dans le bourgeon. Les méristèmes de ces pousses longues continuent leurs initiations foliaires pendant l'élongation des jeunes rameaux et, dans le cas extrême des rejets, ce fonctionnement ultérieur produit à lui seul plus de feuilles qu'il n'y en avait dans les bourgeons. Dans les deux modes de croissance, lorsque les pousses sont édifiées et leurs feuilles bien développées, les méristèmes terminaux produisent des formations foliaires qui constituent un petit *bourgeon terminal*. Celui-ci est toujours caduc et ne persiste pas pendant l'hiver. Sa chute a lieu plus ou moins tôt entre Juin et Septembre, suivant les années, sèches ou humides, suivant les régions, suivant les arbres ou même suivant l'exposition de la branche ; cette chute est tardive pour les rejets qui conservent parfois leur bourgeon terminal jusqu'en hiver ; néanmoins les pousses des années suivantes ne seront pas dues à ces bourgeons tardifs qui se dessècheront sur le rejet et tomberont au printemps.

DESCRIPTION DE DIFFERENTS STADES CHEZ LE *CASTANEA SATIVA*

1°. — Méristèmes des bourgeons d'hiver

Stade (a)

La coupe représentée (Fig. 32) est celle d'un méristème fixé en Janvier.

La répartition des RNP permet d'observer une zonation nette. On peut ainsi remarquer sur la photographie A, Pl. II, une *zone apicale* moins

chromatophile, moins riche en RNP. Les cellules y sont plus grandes et plus vacuolisées (Fig. 33) ; les nucléoles sont un peu plus petits que dans les autres territoires. Cette zone a la forme d'une lentille limitée latéralement par deux zones (ZL) reliées en arc de cercle par des cellules dont le sens des cloisonnements caractérise le méristème médullaire (MM) (Fig. 32).

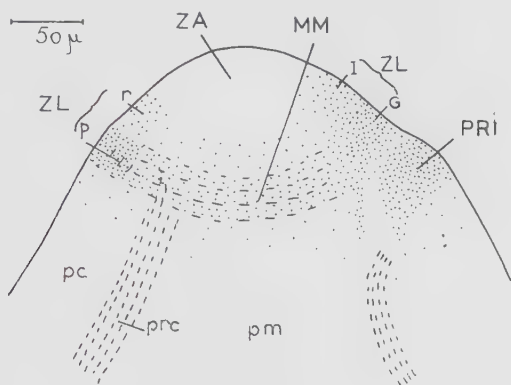


Fig. 32. — Coupe longitudinale du méristème terminal contenu dans un bourgeon d'hiver de *Castanea sativa*.

Schéma interprétatif de la photo A, Pl. II. Le plan de la coupe est sensiblement celui des insertions mais aucune insertion n'est coupée axialement. Sur le flanc gauche, les mitoses périclinales sous-épidermiques ne sont pas les premières de l'initiation du jeune primordium (p) dont on remarquera que le procambium (prc) est formé dans le soubassement. Sur le flanc droit deux productions sont décelables : un primordium (PRI) bien dessiné avec sa formation gemmaire naissante (G) et un début d'initiation (I). Il y a ainsi sur ce point végétatif 3 productions en formation dont le degré d'évolution est très proche.

ZA = zone apicale ; ZL = zones latérales plus riches en ARN : anneau initial ; MM = méristème médullaire ; pm = parenchyme médullaire ; pc = parenchyme cortical ; p = très jeune primordium ; r = restauration de l'anneau initial.

Les deux zones latérales ZL sont des sections longitudinales de l'anneau initial. Sur le flanc droit du point végétatif on peut voir la section du bord d'un primordium foliaire (PRI) dont l'axe se situe dans un plan différent de celui de la coupe. A son aisselle, la zone méristématique est large et c'est la plus active de l'apex ; la future initiation se fera dans ce plan.

Sur le flanc gauche, un bombement se dessine ; la surrection d'un très jeune primordium (p) est en cours, comme le montrent les cloisonnements périclinales de l'assise sous-épidermique visibles sur la photographie A, Pl. II. Immédiatement au-dessus de ce primordium naissant, des cloisonnements anticlines et un tassement des cellules indiquent un début de restauration (r) de l'anneau initial.

Le méristème médullaire (MM) est bien délimité. La direction générale

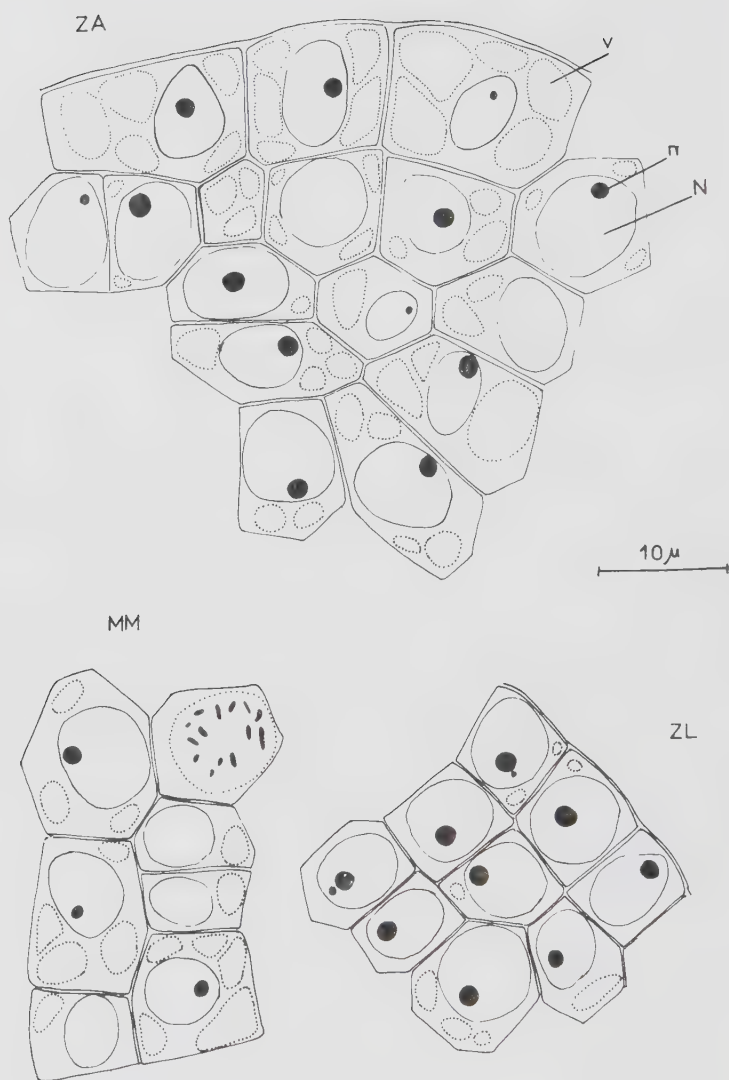


Fig. 33. — Divers territoires du point végétatif terminal d'un bourgeon d'hiver de *Castanea sativa* fixé au Helly sans post-chromisation le 18 mars. Remarquer la vacuolisation, importante dans la zone apicale et réduite dans la zone latérale.
 MM = méristème médullaire ; ZA = zone apicale : méristème d'attente ; ZL = zone latérale : anneau initial ; v = vacuole ; N = noyau ; n = nucléole.

des cloisonnements dessine un arc de cercle reliant les deux sections de l'anneau initial. Ce méristème est limité vers le haut par la zone apicale. Vers le bas les cellules sous-jacentes sont très vacuolisées ; en réalité, elles n'ont pas perdu leurs possibilités mitotiques ; nous verrons au stade suivant qu'elles participent à l'élongation de l'axe au moment du débourrage. L'ensemble des cellules du méristème médullaire et des cellules sous-jacentes aux primordiums permettent, par leurs divisions, une légère sur-rection de l'apex au fur et à mesure des initiations.

Le *procambium* est différencié jusqu'au niveau du méristème médullaire ; sur le flanc gauche en particulier, il est bien visible ; il est épais de 3 à 5 cellules.

Les dimensions respectives des *constituants cellulaires* sont différentes dans les divers territoires décrits (Fig. 33). La taille des noyaux est sensiblement la même partout, mais la dimension des cellules est plus grande dans la zone apicale (ZA) que dans les zones latérales (ZL). Le vacuome est très important dans la zone apicale, un peu moins dans le méristème médullaire (MM) et plus réduit encore dans les zones latérales.

Au printemps, avant le débourrage, les bourgeons ont en moyenne 2 à 3 feuilles de plus qu'ils n'en avaient à l'entrée de l'hiver précédent. Ce fait montre que les initiations ne sont pas bloquées pendant l'hiver, leur rythme est lent. La morphogénèse, c'est-à-dire la formation d'une feuille à partir d'un initium, suit un rythme encore plus lent. On constate, en effet, qu'on peut trouver, dans le même point végétatif, un primordium (PRI) sur le flanc droit, un primordium naissant (p) sur le flanc gauche et un très jeune initium (I) sur le flanc droit de la coupe représentée (Fig. 32).

Ce stade (a) peut être caractérisé par :

- 1) *une zonation marquée des divers territoires,*
- 2) *le retard de la morphogénèse par rapport à l'initiation,*
- 3) *la différenciation accentuée des tissus sous-jacents à l'apex,* ce qui est le signe d'un arrêt de l'allongement.

2°. — Méristèmes au moment du débourrage

Stade (b)

Le débourrage qui transforme le bourgeon en une pousse feuillée, par croissance de l'axe et par développement des feuilles, est marqué, dans le méristème du bourgeon, par une atténuation de la zonation visible sur coupe longitudinale (Pl. II, B). Il n'apparaît pas avec netteté de *zone apicale* moins méristématique, d'une part parce que certaines cellules apicales ont une forte chromaticité, d'autre part parce que les territoires voi-

sins ne sont pas très méristématiques : en particulier la zone apicale n'est pas soulignée vers le bas par un méristème médullaire bien localisé.

La photographie B, Pl. II, montre sur le flanc droit du méristème un primordium sensiblement dans l'axe de la coupe et, sur le flanc gauche, le bord d'une initiation marquée par la présence d'une mitose péricline (i) de la troisième couche cellulaire. Les deux zones latérales (ZL), sections de l'anneau initial, sont visibles à droite de l'aisselle du primordium et correspondent, à gauche, au groupe de cellules plus chromatophiles dont une est en mitose.

Le méristème médullaire (MM) n'a plus la netteté observée dans les bourgeons d'hiver. Il s'étend bien plus bas que le niveau de l'anneau initial et des cloisonnements horizontaux sont souvent décelables très haut dans le corpus. Les limites supérieure et inférieure du méristème médul-

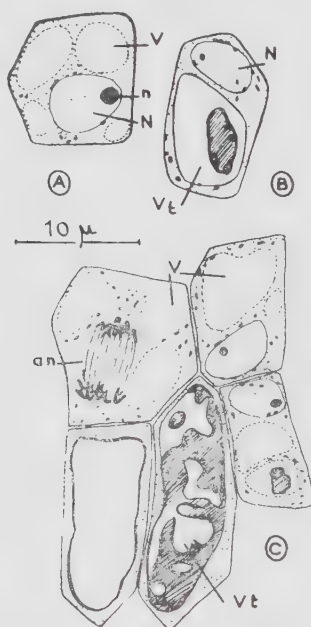


Fig. 34. — Méristème terminal de *Castanea sativa* au moment du débourrage, stade (b).

(A) Cellule de la base du méristème médullaire. Les structures cellulaires sont intactes, les vacuoles nombreuses.

(B) Cellule voisine chargée de tannins, une seule vacuole repousse les constituants cellulaires vers un pôle de la cellule.

(C) Cellules médullaires profondes. Certaines sont surchargées de tannins ; la vacuole tannifère (Vt) occupe la quasi-totalité du volume cellulaire et les constituants vivants ne sont pas visibles sur le plan de la coupe. Par endroit, au milieu de telles cellules, on peut observer au moment du débourrage des cellules en mitose. an : figure d'anaphase - Regaud hématoxyline (14 juin).

laire sont imprécises. L'allongement de ses cellules et leur division en augmentent l'étendue. De plus, certaines cellules des parenchymes médullaire et cortical très vacuolisées subissent des divisions et participent ainsi à l'élongation de la pousse. On peut voir sur la Fig. 34 C une de ces cellules en mitose au milieu d'autres remplies de tannin et dont les structures cellulaires ne sont plus visibles. Les vacuoles des cellules en division ne contiennent généralement pas de précipités tanniques. L'excès de dépôts tanniques ne permet plus d'allongement et encore moins de divisions cellulaires et fait mourir la cellule. C'est peut-être une des raisons pour lesquelles le niveau des écailles (les plus anciennes productions d'un bourgeon, envahies de tannin) ne subit pas d'élongation sensible ; peu de cellules y sont capables de division ou même d'allongement au moment du débourrage.

Le procambium est peu important dans la zone méristématique. il est souvent réduit par places à un groupe de 2 cellules (Pl. II, A) et sa présence est discrète.

Le *primordium* et son *soubassement* forment la plage la plus méristématique de l'apex : le cytoplasme des cellules est dense, riche en RNP et peu vacuolisé ; le noyau est volumineux ; le nucléole est énorme ; généralement, il n'y a qu'un nucléole par noyau.

Les diverses formations foliaires initiées ont des degrés d'évolution échelonnés : initium, primordium, ébauche. On constate ainsi par rapport au stade (a) une accélération de la morphogénèse.

On peut résumer les caractéristiques de ce stade de la façon suivante :

- *atténuation de la zonation,*
- *différenciation des tissus loin du sommet de l'apex,*
- *extension du méristème médullaire et cloisonnements horizontaux de la plupart des cellules vivantes des parenchymes corticaux et médullaire,*
- *légère accélération du rythme de la morphogénèse par rapport à celui du stade (a).*

Les deux stades précédemment décrits sont communs à la formation des pousses longues et courtes. Après le débourrage, les méristèmes des pousses longues continuent la production de feuilles qui se développent aussitôt et deviennent fonctionnelles, au même titre que celles initiées dans le bourgeon d'hiver.

3°. — Méristèmes des pousses longues au printemps

Stade (c)

Ces méristèmes forment des feuilles, tandis que se continue l'élongation des pousses.

A. — REJETS

La zonation de ce type de méristème n'apparaît pas toujours avec netteté et il est souvent nécessaire de faire une étude cytologique pour délimiter les divers territoires. L'ensemble de ces observations permet de déterminer : une zone apicale, un méristème médullaire et deux zones latérales plus méristématiques. Sur la coupe représentée (Pl. III, A), l'une de ces zones latérales (ZLr) est située à l'aisselle d'un primordium (Pri) dont le plan axial n'est pas celui de la coupe ; cette zone latérale correspond à une section de l'anneau initial au stade de restauration ; l'autre, sur le flanc gauche, montre le début d'une initiation dans la portion supérieure de la section (ZLi).

La *taille des cellules* de l'anneau initial est en moyenne plus petite que celle des cellules des zones apicale et centrale. Leur cytoplasme paraît légèrement plus dense (Fig. 35).

Les *noyaux* sont volumineux dans l'ensemble de l'apex, mais leur contenu est moins sidérophile dans la zone apicale et dans le méristème médullaire. Les *nucléoles*, un par noyau, quelquefois plusieurs, sont de taille croissante dans les territoires suivants :

- zone apicale,
- méristème médullaire,
- primordium et ébauche foliaire,
- section de l'anneau initial en restauration ZL (r),
- section de l'anneau initial au stade initiation ZL (i).

Le *chondriome* et le *vacuome* présentent également des caractères un peu différents suivant les diverses zones :

Dans les *sections de l'anneau initial* ZL(r) et ZL(i) (Pl. III, A ; Fig. 35), les vacuoles sont très réduites ; le chondriome est abondant et homogène. Dans la zone apicale (Za), les vacuoles sont plus nettes ; le chondriome présente quelques éléments flexueux.

Dans le *méristème médullaire* (mm, Fig. 35) quelques plastes sont visibles et les vacuoles sont à peine plus grandes que dans la zone apicale, vers le haut, et de plus en plus importantes, vers le bas ; la différenciation des tissus médullaires est progressive, ce qui est en rapport avec l'allongement simultané de l'axe ; la base des soubassements foliaires se différencie au même rythme (Pl. III, A). Au sommet des formations foliaires, ébauches ou primordiums, le chondriome n'est pas homogène, il est constitué par des plastes, des filaments, des bâtonnets ; les vacuoles y sont généralement un peu plus grandes que dans le haut du méristème médullaire.

Ce stade se prolonge plus ou moins longtemps, suivant le mode de croissance ; chez les rejets, c'est le *stade essentiel*. Il peut être caractérisé de la façon suivante :

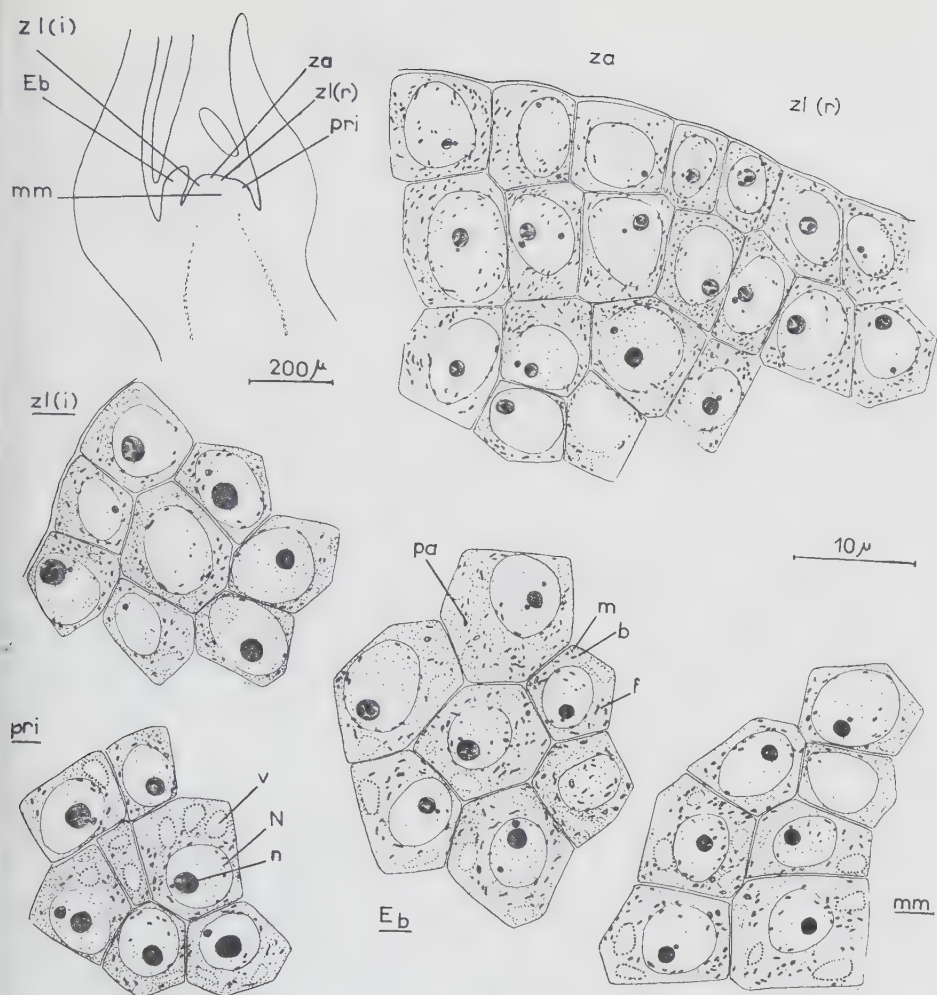


Fig. 35. — Fonctionnement du méristème terminal (*Castanea sativa*). Stade (c).
— Exemple de croissance rapide. Rejet fixé en juin.

La densité des constituants cytoplasmiques et nucléaires met en évidence une zonation : (za) une zone apicale où les noyaux et les cytoplasmes sont moins denses ; les nucléoles plus petits que dans les zones latérales (zl) dont l'une est au stade de restauration sur le flanc droit zl(r), l'autre est au stade initiation sur le flanc gauche zl(i). Ces zones sont peu vacuolisées et leur chondriome est généralement punctiforme et homogène. Sous la zone apicale, le méristème médullaire très épais possède par contre un chondriome plus varié avec présence de leucoplastes (pa) amylofères et un vacuome un peu plus important.

(Helly postchromisé - Hématoxyline).

N : noyau ; n : nucléole ; m : chondriome ponctiforme ; b : chondriome en bâtonnet ; f : chondriome flexueux ; pa : plaste amylofère ; v : vacuole ; za : zone apicale ; zl : zone latérale ; mm : méristème médullaire ; pri : primordium ; Eb : ébauche.

- état méristématique poussé de l'ensemble des territoires,
- existence d'une zone apicale large,
- anneau initial actif et de grand diamètre,
- méristème médullaire étendu, la différenciation sous-jacente est progressive,
- état méristématique des très jeunes formations foliaires plus faible que celui de l'anneau initial.

Ceci indique un rythme rapide des initiations, de l'allongement et de la morphogénèse. L'activité initiatrice est généralement la plus importante et prend le pas sur l'allongement et la morphogénèse.

Le stade décrit plus haut est celui d'un rejet ; les pousses longues des arbres de plein jet et les flèches des jeunes plants présentent des stades analogues, mais pendant un temps beaucoup plus restreint.

B. — JEUNES PLANTS

La Pl. IV, A et B, montre un de ces stades (c) observé sur un plant âgé de deux mois. De chaque côté d'une zone apicale étroite, l'anneau initial dont les cellules sont riches en RNP apparaît en section (Pl. IV, A). Les caractères cytologiques des divers territoires sont sensiblement les mêmes que ceux décrits précédemment pour les rejets. L'état méristématique des cellules du primordium est très poussé ; les mitoses y sont nombreuses (Pl. IV, B), signe d'une morphogénèse très active.

Chez les jeunes plants, le stade (c) peut être caractérisé par rapport au stade (c) des rejets par un léger retard du rythme des initiations et de l'allongement sur celui de la morphogénèse.

La fin de ce fonctionnement intensif qui se prolonge pendant 1, 2 ou 3 mois, se manifeste dans le méristème par une accentuation de la zonation des divers territoires, marquée par des chromaticités différentes des cellules et par une diminution notable du rythme des mitoses ; le méristème médullaire plus étroit est limité inférieurement par une brusque différenciation des cellules sous-jacentes.

Lorsque toutes les feuilles de la jeune pousse sont sorties du bourgeon et continuent leur propre croissance, le méristème terminal constitue un petit bourgeon formé exclusivement de jeunes feuilles. Le fonctionnement du méristème des pousses longues est alors le même que celui des pousses courtes parvenues au même stade.

4°. — Formation du bourgeon terminal de la pousse feuillée

Stade (d)

Le méristème présente à nouveau une zonation plus marquée de ses territoires (Pl. V, A, B). Une *large zone apicale* ZA moins méristématique est

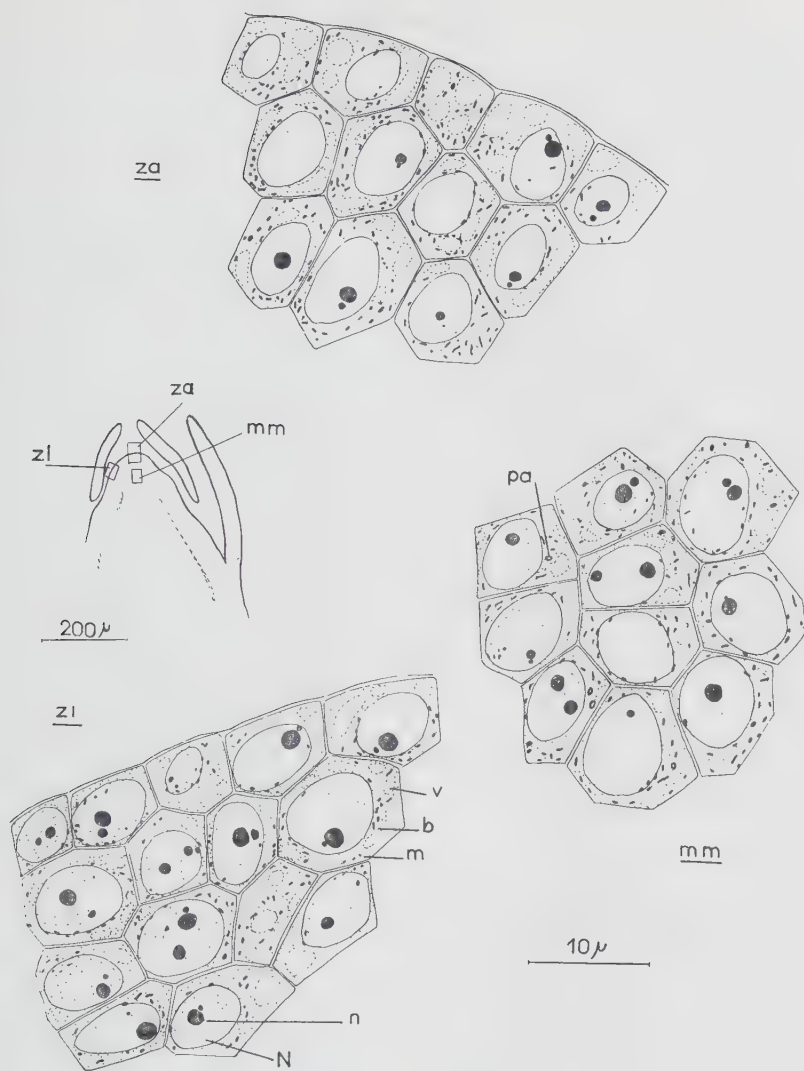


Fig. 36. — Fonctionnement du méristème terminal (*Castanea sativa*). Stade (d). — Exemple de croissance lente.

La zonation est assez bien marquée. Dans la zone apicale za le vacuome est plus important ; les noyaux peu denses contiennent des nucléoles petits. Par contre dans les zones latérales zl, les nucléoles sont gros et souvent au nombre de 2 ou 3 par noyau.

Le chondriome est assez homogène dans les zones apicales et latérales ; dans le méristème médullaire on observe la présence de quelques leucoplastes amyli-fères, pa (Regaud - Hématoxyline). Juin.

za : zone apicale ; mm : méristème médullaire ; zl : zones latérales ; N : noyau ; n : nucléole ; m : mitochondrie ; b : chondriome en bâtonnet ; Pa : plaste amyli-fère.

limitée latéralement par deux plages ZL plus riches en ARN et correspondant aux sections de l'*anneau initial* : celui-ci est au stade de *repos* sur le flanc gauche de la coupe et au stade de *restauration* sur le flanc droit. Ces sections longitudinales de l'*anneau initial* sont étroites.

Vers le bas, la zone apicale est soulignée par un *méristème médullaire* de faible épaisseur, bien délimité par une vacuolisation brusque des *cellules* sous-jacentes. Les parenchymes médullaire et cortical sont différenciés très haut. La présence du procambium est très discrète.

L'étude cytologique des divers territoires confirme la zonation chromatique (Fig. 36). Les cellules de la *zone apicale* *za* sont très vacuolisées, le noyau volumineux a un contenu peu chromatique ; le nucléole est petit ; parfois il y en a plusieurs. Le chondriome est formé de mitochondries granuleuses ou de courts bâtonnets. Dans l'étroite section de l'*anneau initial* ZL, les noyaux sont gros et leur chromaticité est la même que celle du cytoplasme. Il y a souvent plusieurs nucléoles et lorsqu'il n'y en a qu'un, il est plus gros que dans les autres territoires ; les vacuoles sont petites, mais bien visibles ; le chondriome est homogène. Dans le *méristème médullaire* mm, les caractéristiques nucléaires et nucléolaires sont voisines de celles de l'*anneau initial*, mais les vacuoles sont un peu plus importantes et le chondriome n'est pas homogène (Fig. 36) ; vers le bas les cellules sont brusquement très vacuolisées et souvent riches en tannin.

Ce stade (d), au cours duquel s'édifient 3 ou 4 feuilles dont les dimensions dépassent rarement celles de leurs stipules, présente les caractéristiques suivantes :

- *zonation marquée*,
- *large zone apicale*,
- *anneau initial de faible épaisseur*,
- *méristème médullaire étroit*,
- *différenciation sous-jacente brusque*.

L'ensemble des territoires n'a pas de caractères méristématiques très poussés. Le peu d'étendue des zones de régénération et leur faible activité indique un ralentissement du rythme des initiations.

L'allongement est stoppé et la morphogénèse suit le même rythme lent que l'initiation, contrairement à ce qui a été observé dans les bourgeons d'hiver, Stade (a), où la morphogénèse est en retard par rapport à l'initiation.

Pendant l'étalement des feuilles de la jeune pousse, le méristème terminal conserve la même structure, puis le rythme des initiations se ralentit encore et frôle l'arrêt complet ; néanmoins, dans l'ensemble, le fonctionnement des méristèmes se poursuit très lentement jusqu'à la chute du bourgeon terminal tout entier.

5°. — **Ralentissement extrême du fonctionnement,
en fin de constitution du bourgeon terminal**

Stade (e) (Pl. VI, A)

La forme générale du méristème est alors celle d'un dôme que ne déforme aucun primordium.

La zonation de l'apex est bien marquée. On y distingue une zone apicale ZA peu chromatique dans son ensemble ; les cellules y sont grandes, vacuolisées, les noyaux peu sidérophiles et les nucléoles petits.

Les zones méristématiques latérales ZL sont formées d'étroites cellules aplaties, à cytoplasme et noyau denses à gros nucléoles et peu vacuolisées.

Le méristème médullaire MM est bien net, il est haut et la vacuolisation des cellules vers le bas est progressive. Les caractères cytologiques du méristème médullaire sont proches de ceux de l'anneau initial.

Les caractéristiques de ce stade sont les suivantes :

- *zonation marquée*, visible même avec une fixation au Navachine,
- *zone apicale importante*,
- *anneau initial* (peu actif),
- *méristème médullaire épais*.

Ces phases de grand ralentissement ne représentent pas encore la fin de l'évolution des méristèmes avant la chute des bourgeons qu'ils ont formés.

6°. — **Fin du fonctionnement du méristème**

Stade (f)

Au cours de la dernière phase observée, les initiations se poursuivent dans un apex aux dimensions de plus en plus réduites. La dernière ébauche formée (Pl. VI, B) est encore très méristématique et elle est située très près du sommet.

La zonation du point végétatif est bien marquée par la présence de deux plages latérales, aux cellules plus riches en ARN. La zone apicale inactive ZA est réduite en surface à quelques cellules. Le méristème médullaire MM est aussi réduit en largeur que la zone apicale et il n'est ni très chromatique, ni très épais.

En fait la zonation est accentuée, mais ses limites sont assez imprécises ; il y a un gradient de chromaticité indiquant une richesse en RNP décroissante entre les zones latérales et la zone apicale. Il semble bien que

la réduction des dimensions générales de l'apex, et tout particulièrement de la zone apicale, soit le résultat de la progression de l'état méristématique sur les bords de cette zone apicale. Ceci entraîne une diminution notable du diamètre de l'anneau initial dont la restauration se fait aux dépens de la zone apicale.

L'allongement est arrêté ; initiations et morphogénèse se poursuivent à un rythme lent.

7°. — Méristème peu avant la chute du bourgeon qui le contient

Stade (g) final

Le plus petit volume d'apex observé est celui de la photographie B, Pl. III : deux zones latérales ont des cellules nettement plus petites que les cellules des zones apicale et centrale. Quelques cloisonnements récents anticlines sont visibles et indiquent une très faible restauration de l'anneau initial dont le diamètre est alors réduit à 50 μ .

Le méristème médullaire a peu d'activité ; sa localisation est difficile ; la zone apicale est réduite à très peu de cellules ; l'ensemble de l'apex est peu méristématique ; les nucléoles (un par noyau) sont petits, les vacuoles très importantes, même dans les petites cellules aplaties des zones latérales (Fig. 37).

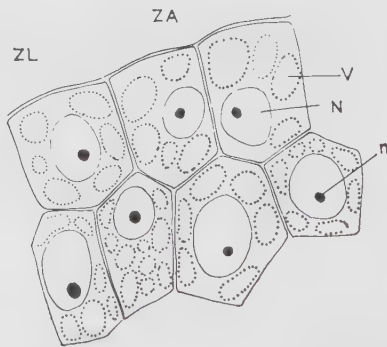


Fig. 37. — (Stade g). — Coupe longitudinale d'un bourgeon terminal caduc peu de temps avant sa chute. (Helly non postchromatisé - hématoxyline). Septembre. Détail des cellules des zones apicale et latérale du méristème représenté sur la photo. B, Pl. III. Remarquer l'importance de la vacuolisation dans la zone latérale. Même grossissement que dans les figures précédentes.

ZL : zone latérale ; ZA : zone apicale ; N : noyau ; n : nucléole ; V : vacuole.

Conclusions

Au cours de cette rapide étude des méristèmes terminaux de *Castanea*, j'ai été amenée à distinguer dans le fonctionnement trois types d'activité différents :

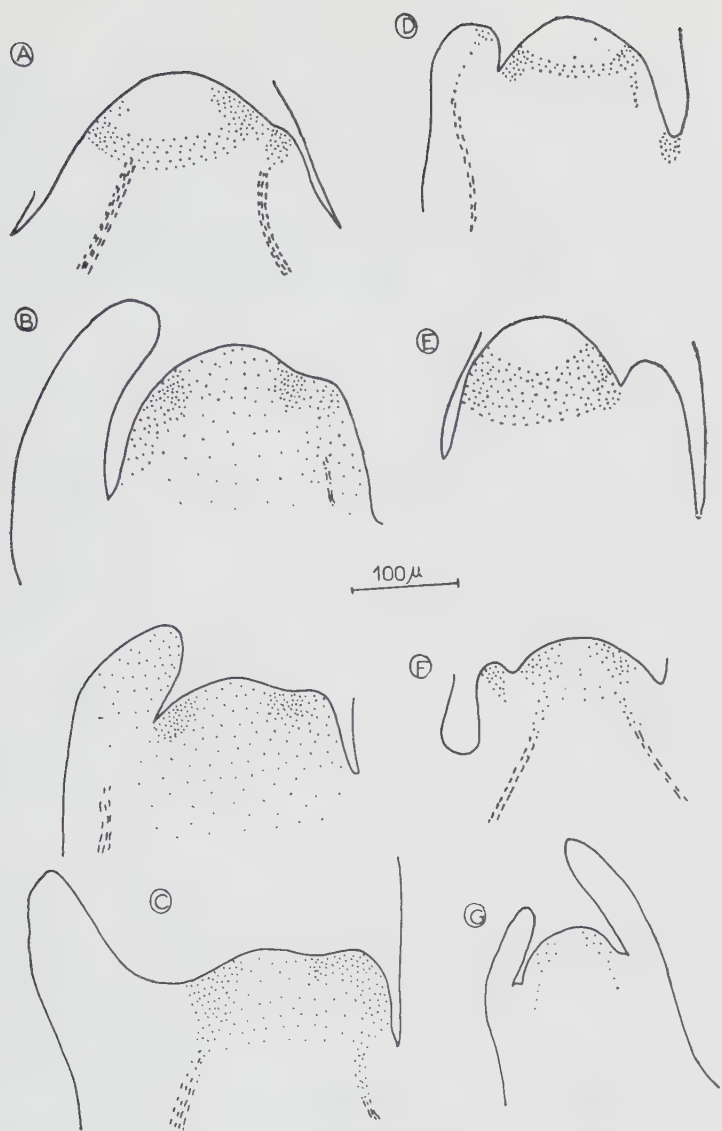


Fig. 38. — Répartition de l'état méristématique des cellules de l'apex végétatif terminal de *Castanea*.

(A) Stade (a) : Apex des bourgeons d'hiver. (B). Stade (b) : Apex au moment du débourrage. (C) Stade (c) : Apex des pousses longues de rejet (en haut), de plantules (en bas). (D) Stade (d) : Apex à la formation du bourgeon terminal caduc. (E) Stade (e) : Ralentissement du fonctionnement. (F) Stade (f) : Fin de fonctionnement. (G) Stade (g) : Etat final peu avant la chute du bourgeon terminal.

- l'initiation qui met en place les futures feuilles,
- la morphogénèse foliaire qui transforme les initiums en feuilles,
- l'allongement de l'axe qui participe à l'édification de la pousse feuillée.

Les rythmes respectifs de ces activités ne sont pas constants dans le méristème d'une pousse donnée. Suivant le mode de croissance et suivant le stade, l'une des activités prend le pas sur l'autre. Le tableau ci-contre récapitule schématiquement les observations faites sur le Châtaignier.

VARIATIONS DES RYTHMES D'INITIATION, MORPHOGÉNÈSE ET ALLONGEMENT

	initiation foliaire	morphogénèse foliaire	allongement de l'axe
dans les bourgeons d'hiver	lente	très lente	nul
au moment du débourrage	lente	rapide	très rapide
développement des pousses courtes	lente	rapide	lent
développement des pousses longues: rejets ou jeunes plants	très rapide	très rapide	très rapide
fin de fonctionnement constitution du bourgeon terminal	lente	lente	nul

Ces variations influent sur la dimension et la forme des points végétatifs, ainsi que sur la répartition de l'état méristématique des cellules (Fig. 38 et Pl. VII).

Le diamètre de l'anneau initial reste voisin de 100 μ jusqu'aux stades (g) et (f) précédant la chute du bourgeon terminal, où il n'est plus que de 50 μ .

II. — DESTINEES DES MERISTEMES VEGETATIFS TERMINAUX DE CASTANEA

Les bourgeons terminant les pousses du *Castanea* ne subsistent pas pendant l'hiver, ils tombent au cours de l'été. Au printemps suivant, les pousses seront produites par un ou deux bourgeons axillaires. C'est le type même de la croissance sympodiale.

Le dernier stade atteint par le méristème apical d'un bourgeon terminal, au moment de la chute de ce dernier, est du type du stade (g) précédemment décrit.

1^{re} EXPÉRIMENTATION. — *Reprise de croissance par suppression de bourgeons axillaires.*

Il est possible d'empêcher la chute du bourgeon terminal. Il suffit pour cela de supprimer un ou plusieurs bourgeons axillaires des dernières feuilles bien développées portées par la jeune pousse de l'année. L'efficacité de l'opération dépend essentiellement du stade atteint par le méristème apical du bourgeon terminal caduc.

Ainsi, par exemple, lorsque ce méristème est *au stade (d)* la reprise d'activité est constante. Il suffit de supprimer le bourgeon axillaire subterminal pour observer quinze jours plus tard un débourrage du bourgeon terminal. Nous avons vu dans un chapitre antérieur (page 82) qu'il n'y avait jamais d'écailles dans les bourgeons terminaux du *Castanea*. Le débourrage provoqué produit une pousse portant de 3 à 5 feuilles et continuant la pousse déjà formée dans l'année. La structure du point végétatif à la reprise, quelques jours après l'opération (7 jours), est caractérisée par une augmentation de l'état méristématique des cellules de la zone apicale, ce qui a pour effet d'atténuer la zonation habituellement visible au stade (d). Les dimensions et la forme générale du point végétatif ne sont pas modifiées (Pl. VIII A).

Par la suite, ce méristème subit une évolution comparable à celle décrite précédemment. On peut voir sur la photo B, Pl. VIII, le méristème contenu dans un bourgeon terminal un mois après l'opération. Après la constitution de la pousse de deuxième croissance, le méristème apical reconstitue un nouveau bourgeon qui, comme le premier, ne comporte pas d'écailles ; ce deuxième bourgeon terminal sera caduc, comme l'aurait été le premier sans intervention.

Si la suppression du bourgeon axillaire est faite lorsque le méristème du bourgeon terminal est à un *stade (c)*, la reprise de croissance est constante et la structure du méristème apical est marquée par un stade (c) très prolongé. Par contre, si le point végétatif du bourgeon terminal est à un *stade ultérieur au stade (d)*, la reprise de croissance est moins constante. Au stade (f), la section du bourgeon subterminal est rarement efficace (5 cas sur 35) ; il faut supprimer deux bourgeons axillaires pour obtenir 9 reprises sur 35 plants opérés ; la suppression de trois ou quatre bourgeons axillaires ne donne guère plus de résultats. Il semble bien que le stade limite, au-delà duquel la reprise d'activité n'est plus possible, soit voisin du stade (f).

DEUXIÈME EXPÉRIMENTATION.

Une autre expérimentation qualitative a été tentée sur l'action possible de la nutrition.

Des germinations ont été faites sur vermiculite arrosée soit de liquide de Knop, soit d'eau distillée. La formation des bourgeons terminaux par arrêt de croissance du plant et la chute de ces bourgeons est plus tardive dans le lot ayant poussé sur un milieu plus riche ; le retard général est de 40 jours environ.

La quantité d'eau ou de liquide de Knop fournie a également un rôle déterminant : les lots peu arrosés forment plus rapidement leurs bourgeons terminaux et les perdent plus vite.

Il apparaît bien que la section des bourgeons subterminaux doit avoir une conséquence trophique momentanée qui retarde l'épuisement du bourgeon terminal.

Il est possible que le rôle inhibiteur des ou du bourgeon axillaire soit partiellement de nature trophique.

DIVERS STADES DE LA FORMATION D'UNE FEUILLE ET DE SES STIPULES

I. — INITIATION DES ELEMENTS FOLIAIRES ET STIPULAIRES

1°. — Stade initium

Les feuilles naissent de l'activité d'un secteur de l'anneau initial ; des mitoses périclinales sont à l'origine d'une feuille constituant le stade initium, qui ne se manifeste par aucune protubérance.

Ce stade est repérable sur coupes longitudinales, mais il est plus difficile à déterminer sur coupes transversales. Sur les pousses à croissance rapide, il est parfois possible de repérer des zones de l'anneau initial situées près du scalp de l'apex et dans lesquelles les cellules ont des caractères méristématiques plus accentués ou sont en mitose (I_{n+1} , Pl. IX, C). Dans ce dernier cas, ce n'est déjà plus le stade initium, mais déjà le début du suivant, le stade primordium.

2°. — Stade primordium

L'élargissement horizontal de l'apex et la surrection d'une protubérance, ou primordium, sont les deux caractéristiques du stade suivant l'initiation.

L'élargissement du point végétatif correspond à la constitution d'un *soubassement foliaire* ; il est dû à des cloisonnements périclinales qui intéressent la hauteur comprise entre le niveau de l'initium et la feuille sous-jacente. Immédiatement après, se produit la surrection d'un primordium unique pour la feuille et ses stipules qui ont le même soubassement. Ceci apporte une confirmation ontogénique à la délimitation du segment foliaire faite précédemment sur des données anatomiques.

L'angle d'insertion du primordium augmente légèrement jusqu'au stade ébauche et, de plus, sa valeur moyenne subit des variations suivant le matériel et la disposition phyllotaxique.

VARIATION DES ANGLES D'INSERTION AU STADE PRIMORDIUM.

— Pour une même disposition et un même matériel, les angles d'insertion varient, dans les jeunes stades, *suivant le mode de croissance*.

C'est ainsi que, par exemple, chez le *Castanea* dans la disposition orthotrope-spiralée 2/5, qui est particulièrement stable, les angles d'insertion des primordiums sont différents dans les rejets et dans les pousses d'arbre : dans un bourgeon de rejet, l'angle d'insertion du primordium

est inférieur à 90° , et dans une pousse courte il atteint parfois 150° (Pl. IX, C et B).

Les rapports entre les feuilles successives sont ainsi différents pour les jeunes stades : le dernier primordium est séparé de la dernière ébauche par 30° environ dans le rejet, tandis que pour les pousses d'arbre, les dernières formations sont très rapprochées.

On pourrait définir un nombre moyen de cellules initiales contribuant à la formation d'une feuille et de ses stipules. Au début du stade primordium, la section transversale au ras de l'insertion comporte environ 60 cellules. Dans un méristème de rejet, très actif, les cellules initiales se divisent plusieurs fois chacune, 15 d'entre elles, se divisant deux fois, fournissent les 60 cellules du primordium. Par contre, dans un méristème de pousse courte, peu actif, où les cellules ne se divisent qu'une fois, il en faut 30 pour fournir le même matériel cellulaire. L'anneau initial est entamé sur un secteur deux fois plus large dans le deuxième cas ; c'est pourquoi, dans un rejet, l'angle d'insertion d'un jeune primordium est de l'ordre de 70° et dans une pousse courte il est de 140° ; *dans la suite du développement*, les cellules du primordium se divisent à nouveau et l'angle d'insertion au stade ébauche atteint ou dépasse 144° , ce qui correspond à une augmentation de 100 % dans le cas du rejet et à un état presque stationnaire dans le cas de la pousse courte.

— Lorsque le mode de croissance est le même, les angles d'insertion varient *suivant le type phyllotaxique*. Chez le *Corylus* par exemple, les rejets sont soit du type orthotrope-spiralé, soit du type distique. L'angle d'insertion des primordiums est de 100° sur les rejets spiralés, et 180° sur les rejets distiques.

— Les angles d'insertion varient également *suivant les matériels*, dans la disposition plagiotrope-distique par exemple, l'angle d'insertion est de 145° chez le *Castanea*, 180° chez le *Corylus* et 240° chez le *Fagus*.

— Les variations de l'angle d'insertion au stade primordium suivant le type phyllotaxique et suivant le matériel sont résumées sur le tableau :

	Disposition plagiotrope- distique	Dispositions orthotrope-spiralées	
		divergence 1/3	divergence 2/5.
CASTANEA	$\beta = 145^\circ$		$\beta = 90^\circ$ (rejet) $\beta = 140^\circ$ (pousse courte)
CORYLUS	$\beta = 180^\circ$	$\beta = 100^\circ$	
FAGUS	$\beta = 240^\circ$		
QUERCUS			$\beta = 90^\circ$

La comparaison de ce tableau avec celui de la page 56 montre qu'au stade de primordium, les angles d'insertion sont plus faibles que sur les rameaux développés.

— Enfin, sur un même matériel, pour une même disposition et un même mode de croissance, l'angle d'insertion du primordium varie avec *le stade d'évolution du méristème*. Ainsi sur une pousse longue ou un rejet, les primordiums seront plus larges à la fin du fonctionnement dans le bourgeon caduc ($\beta = 140^\circ$) qu'au cours de la formation de la pousse ($\beta = 90^\circ$).

Il apparaît ainsi que l'insertion des primordiums est d'autant plus large que l'activité du méristème est plus réduite.

La fin du stade primordium est marquée par deux transformations à peu près synchrones :

— d'une part, la différenciation de deux parenchymes, dorsal et ventral, séparés par des formations proconductrices, ce qui marque le début du stade ébauche ;

— d'autre part, l'amorce de la division du primordium unique en trois parties : une ébauche foliaire *sensu stricto* centrale et deux ébauches stipulaires latérales, dont l'évolution ultérieure est différente (Pl. IX A, ébauche F_{n-1}).

3°. — Stade ébauche

La fragmentation de chaque primordium produit trois ébauches : une centrale foliaire et deux latérales stipulaires. Dès ce stade, ces trois matériels méristématiques, distincts et partiellement séparés du point végétatif, fonctionnent individuellement (cf. chapitre : Morphogénèse des éléments foliaires et stipulaires).

C'est au stade ébauche qu'est *mis en place le système vasculaire* des feuilles et des stipules, sous la forme de cordons procambiaux.

L'angle d'insertion augmente et se stabilise autour d'une valeur qui diffère suivant le type phyllotaxique et suivant le matériel.

Valeurs moyennes de l'insertion β au stade ébauche

	Disposition plagiotrope- distique	Dispositions orthotrope-spiralées	
		divergence 1/3	divergence 2/5.
CASTANEA	$160^\circ < \beta < 180^\circ$		$140^\circ < \beta < 150^\circ$
CORYLUS	$\beta \geq 180^\circ$	$\beta \leq 180^\circ$	
FAGUS	$\beta = 360^\circ$		
QUERCUS			$\beta = 144^\circ$

On constate, en comparant ce tableau avec celui de la page 56, que *l'angle d'insertion d'une feuille et de ses stipules a la même valeur au stade ébauche et sur les rameaux âgés*. Il est à remarquer que la stabilité de l'angle d'insertion coïncide avec la mise en place des éléments conducteurs foliaires et stipulaires, *la vascularisation apparaît ainsi comme le repère le plus précis et le plus précieux en phyllotaxie*.

La fin du stade correspond à l'individualisation d'un limbe et d'un pétiole, l'ébauche foliaire devient alors une jeune feuille.

4°. — Stade jeune feuille

La fin du stade ébauche peut être limitée par le début de l'évolution différente des éléments stipulaires et foliaires, évolution qui caractérise le stade jeune feuille.

FLUCTUATIONS DE L'ANGLE D'INSERTION.

Il est possible d'observer, principalement sur les pousses longues à développement rapide, une augmentation importante des insertions. Dans une disposition spiralée 2/5 chez le Châtaignier, on peut ainsi trouver des jeunes feuilles dont l'angle au centre est de 180° , sans qu'il soit observé par ailleurs de changements phyllotaxiques ; les feuilles plus âgées ont une insertion voisine de 145° . Le dépassement de l'angle d'insertion caractéristique du type phyllotaxique de l'espèce est ainsi momentané ; il peut s'expliquer par le développement important de la feuille pris à ce stade et par une déformation de la stèle à chaque niveau foliaire. L'arrondissement de la stèle rétablit par la suite les rapports angulaires existant chez les jeunes ébauches.

Ainsi *les phénomènes de croissance différentielle sont momentanés et disparaissent* lorsque le développement des feuilles et de l'axe est achevé.

II. — MORPHOGENESE DES ELEMENTS FOLIAIRES ET STIPULAIRES

1°. — Morphogénèse stipulaire

Au stade ébauche, les éléments proconducteurs forment une sorte de lame au milieu de l'ébauche stipulaire limitant un parenchyme ventral et un parenchyme dorsal (Pl. IX, A, $S_n - 1$).

Au stade jeune feuille, ces éléments vasculaires sont peu à peu séparés en cordons distincts d'importance égale, au nombre de 6 ou 7 chez le *Castanea*, de 10 à 12 chez le *Fagus*. Les futures stipules croissent plus rapidement que la jeune feuille ; elles sont vite presque entièrement paren-

chymatisées ; seules restent encore méristématiques les zones latérales et terminales (Pl. IX, A, S_{n-3}).

2°. — Morphogénèse foliaire

Au stade ébauche, le système proconducteur forme un anneau (Pl. IX, A, F_{n-1}), l'ensemble de l'ébauche foliaire est à peine plus méristématique que les ébauches stipulaires. On y observe une parenchymatisation centrale.

Au stade jeune feuille, on distingue, dans la *région supérieure* de l'ébauche, la formation d'expansions qui restent méristématiques, et sont à l'origine du limbe foliaire ; on les désigne souvent du terme cornes foliaires. Les éléments proconducteurs apparaissent alors en coupe transversale sous la forme de deux arcs de cercle qui rejoignent ces deux cornes foliaires (F_{n-3} , F_{n-4}).

Près de l'insertion, la section de la jeune feuille est arrondie, et très méristématique. Plus tard, au niveau de l'insertion, l'arc proconducteur interne se scinde, rejoignant l'arc externe par ses bords et formant alors une lame unique.

Nous verrons que l'évolution des feuilles et des stipules peut être différente, en particulier lors de la formation des écailles ou des feuilles primordiales des plantules.

III. — RAPPORTS DES RYTHMES RESPECTIFS DE L'INITIATION ET DE LA MORPHOGENESE, SUIVANT LE MODE DE CROISSANCE

Sur un même matériel, sur des rameaux de même type phyllotaxique, la morphogénèse n'a pas le même rythme par rapport à l'initiation.

Prenons ainsi comme terme de comparaison deux bourgeons des rameaux orthotrope-spiralés de *Castanea sativa* ; l'un est le bourgeon terminal caduc d'une pousse d'arbre, l'autre l'extrémité d'un rejet au cours de la constitution de ce dernier (Pl. IX B, C).

Les coupes représentées sont situées à $10\ \mu$ du scalp du primordium F_n . Dans le cas du rejet, il y a quelques μ plus haut un initium F_{n+1} , tandis que dans celui de la pousse d'arbre le primordium F_n est la dernière production du méristème. On peut voir sur les deux photographies, dont les grossissements sont identiques, les différences de taille des méristèmes et des angles d'insertion des primordiums ($\beta = 150^\circ$ dans le cas de la pousse courte, $\beta = 90^\circ$ dans le cas du rejet).

Le rythme de la morphogénèse varie également. On peut ainsi constater, dans le cas du rejet, l'esquisse précoce d'une séparation en trois élé-

ments de F_n qui, par sa faible hauteur ($10\ \mu$) et son homogénéité méristématique, est encore un primordium. Par contre, dans le méristème de la pousse d'arbre, le primordium F_n , dont l'insertion est bien plus large, ne présente aucun début de séparation en trois éléments.

Si on compare le degré de développement des diverses formations entourant l'apex, on peut constater que les feuilles F_{n-2} et F_{n-3} du bourgeon de pousse courte, ont respectivement la même morphologie que F_{n-3} et F_{n-5} du bourgeon de rejet.

Ainsi, relativement à l'initiation, la morphogénèse est plus rapide dans les apex des pousses courtes que dans les apex des pousses longues. En réalité, *dans les rejets*, la morphogénèse n'est pas lente, mais *le rythme des initiations est si rapide que la morphogénèse paraît en retard*. Inversement, chez les pousses courtes, le rythme des initiations est lent, les mitoses sont rares, et un initium F_{n+1} ne se forme que lorsque la feuille F_n est à un stade ébauche bien avancé.

FONCTIONNEMENT DES MERISTEMES AXILLAIRES VEGETATIFS DU *CASTANEA*

I. — ETAPES DE LA CONSTITUTION DES BOURGEONS AXILLAIRES

La constitution d'un bourgeon axillaire se fait en plusieurs étapes.

Elle commence par la formation d'un massif méristématique gemmaire à l'aisselle d'une ébauche ou d'une très jeune feuille.

Le fonctionnement axillaire débute par l'initiation de deux écailles et se poursuit par l'initiation plus ou moins rapide d'ébauches foliaires et stipulaires. Un premier temps d'extrême ralentissement sépare les deux types d'initiation, au cours du premier hiver ; un deuxième se produit à la fin des initiations foliaires au cours du deuxième hiver, avant le débouillage du jeune bourgeon. L'emboîtement des fonctionnements méristématiques gemmaires est considérable.

Un bourgeon axillaire de la pousse 1960 contient des jeunes feuilles à l'aisselle desquelles sont des méristèmes gemmaires qui forment leurs écailles au cours de l'année 1960 et la majorité de leurs ébauches foliaires au printemps 1961, constituant à cette date des bourgeons axillaires ; ceux-ci fourniront une pousse en 1962 au plus tôt, c'est-à-dire deux ans au moins après le début de la mise en place du méristème gemmaire correspondant. Dans une même pousse les écailles ont été initiées deux ans auparavant, les feuilles en moyenne un an avant, par un même méristème.

A. — FORMATION D'UN MASSIF MÉRISTÉMATIQUE GEMMAIRE (Stade 1).

Dans un jeune bourgeon axillaire au début de l'été, des cloisonnements anticlines sont visibles à l'aisselle des ébauches d'ordre n . Une partie des cellules aplaties situées à la base du soubassement supérieur F_{n+2} (dans le cas de disposition distique) participeront en fait à l'allongement du futur segment $n+2$. A l'aisselle de l'ébauche n , des mitoses anticlines créent un petit massif que certains auteurs désignent du nom de zone en coquille ou en corbeille.

Ces seuls cloisonnements anticlines latéraux ne sont pas suffisants pour former le bourgeon axillaire ; on observe également, dans la région médiane, des mitoses anticlines qui élargissent le massif. Enfin des mitoses péri-

clines généralement profondes occasionnent la surrection du méristème gemmaire.

On peut ainsi distinguer trois types de mitoses participant à la constitution d'un méristème gemmaire :

- des mitoses anticlines latérales, formation d'une zone en corbeille ;
- des mitoses anticlines centrales, élargissement du massif ;
- des mitoses périclines souvent profondes, surrection d'un bombement.

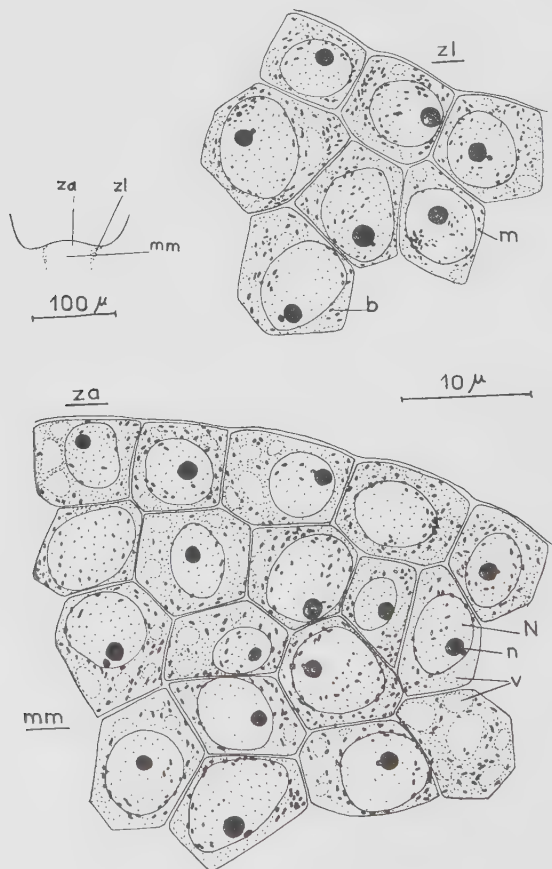


Fig. 39. — Fonctionnement des méristèmes axillaires (*Castanea saliva*). Stade 2. — Dans le plan des futures écailles.

La zonation n'est pas encore bien marquée. Le chondriome est homogène dans l'ensemble des territoires qui sont peu vacuolisés. On commence à distinguer une zone apicale, où les vacuoles sont un peu plus importantes, les nucléoles moins gros et le chondriome moins abondant que dans les zones voisines latérales ou sous-jacentes (Helly-postchromisé - Hématoxyline).

Mêmes abréviations que Fig. 36.

B. — APPARITION D'UNE ZONATION (Stade 2).

Les premières phases de la constitution d'un bourgeon axillaire montrent des cellules uniformément méristématiques. Aucune zonation n'est vraiment visible avant que le massif ait atteint un certain volume.

La figure 39 représente la coupe longitudinale du bourgeon axillaire d'une jeune feuille, dans le *plan perpendiculaire au plan foliaire*. C'est un des premiers stades où sont décelables de petites différences dans l'état méristématique des cellules.

— On y distingue deux zones latérales (zl), où s'initieront les écailles, premières formations du bourgeon. Le chondriome y est plus abondant, parfois ponctiforme ; les nucléoles y sont un peu plus gros.

— Dans le reste du massif, l'état est presque aussi méristématique. On peut y voir un cloisonnement anticline apical, un autre péricleine central, enfin des cloisonnements profonds qui participent à la surrection en cours et constituent les premiers stades d'un méristème médullaire.

Dans le *plan foliaire*, les différences d'état méristématique apparaissent plus tardivement ; tous les territoires sont actifs ; de nombreux cloisonnements anticlines profonds sont visibles.

C. — L'ÉVOLUTION ULTÉRIEURE DE CE MÉRISTÈME (Stade 3) est marquée par une SURRECTION GÉNÉRALE DE L'APEX, due à des mitoses profondes, avant initiation des écailles. La zonation s'accroît légèrement.

Dans le *plan des écailles*, les mitoses sont très rares dans la zone apicale ; les cellules deviennent isodiamétriques (Fig. 40) ; leur noyau clair et volumineux contient un nucléole plus petit que dans les zones latérales ; les vacuoles y sont un peu plus grosses, mais le chondriome reste assez homogène dans l'ensemble de l'apex. Ces zones latérales sont des sections d'anneau initial. La surrection générale de l'apex est antérieure à la formation des écailles (ZLi, Fig. 40) ; à ce stade les divers territoires du point végétatif sont délimités avec netteté et le diamètre de l'anneau initial est sensiblement de la même taille (100 μ) que dans les stades ultérieurs.

Le *plan perpendiculaire au précédent* est d'orientation radiale, il est axial de la feuille à l'aisselle de laquelle est le bourgeon étudié. Les sections de l'anneau initial y sont beaucoup plus rapprochées, la zone apicale est plus étroite, ainsi que le méristème médullaire.

Ce stade peut être caractérisé par :

— une *surélévation générale de l'apex*.

— une localisation latérale de cellules plus méristématiques formant un anneau initial.

On constate que cet anneau initial ne forme aucun initium avant d'avoir atteint, dans le plan des écailles, un diamètre donné qui, par la suite, ne subit pas de variations importantes.

Le stade précédemment décrit se prolonge parfois assez longtemps ; c'est le stade d'arrêt auquel se fait la dormance des méristèmes axillaires des plus jeunes feuilles contenues dans un bourgeon.

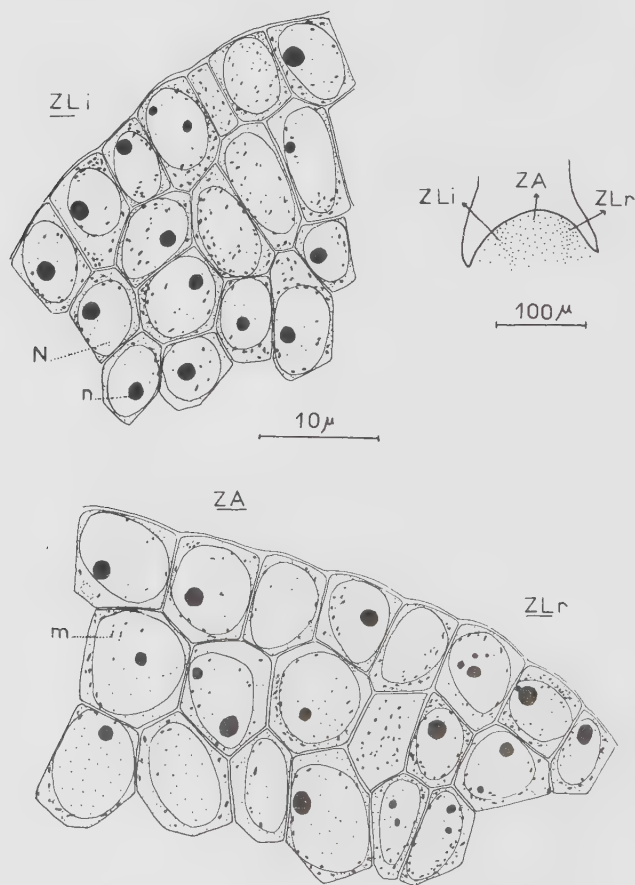


Fig. 40. — Fonctionnement axillaire des méristèmes (*Castanea sativa*). Stade 3. — Initiation des écailles.

L'accentuation de la zonation est marquée dans les zones latérales par la grosseur des nucléoles, par l'abondance du chondriome et la densité du cytoplasme et du nucléoplasme. Sur le flanc gauche, un cloisonnement péricline de l'assise sous-épidermique marque le début de l'initiation d'une écaille. L'ensemble des territoires est peu vacuolisé (Helly post-chromisé - Hématoxyline).

Zli : zone latérale en initiation ; Zlr : zone latérale en restauration.

D. — A ce stade fait suite la SURRECTION DES PRIMORDIUMS DES ÉCAILLES dont les soubassements se constituent lors de l'élévation générale du point végétatif, c'est le *stade 4* (Fig. 41).

Les 2 écailles, insérées sensiblement au même niveau sur les rameaux, sont initiées successivement, mais sans interruption. La morphogénèse de ces écailles est rapide ; elle suit de près l'initiation ; les degrés de différenciation des deux écailles sont voisins tout comme leurs initiations ; l'une

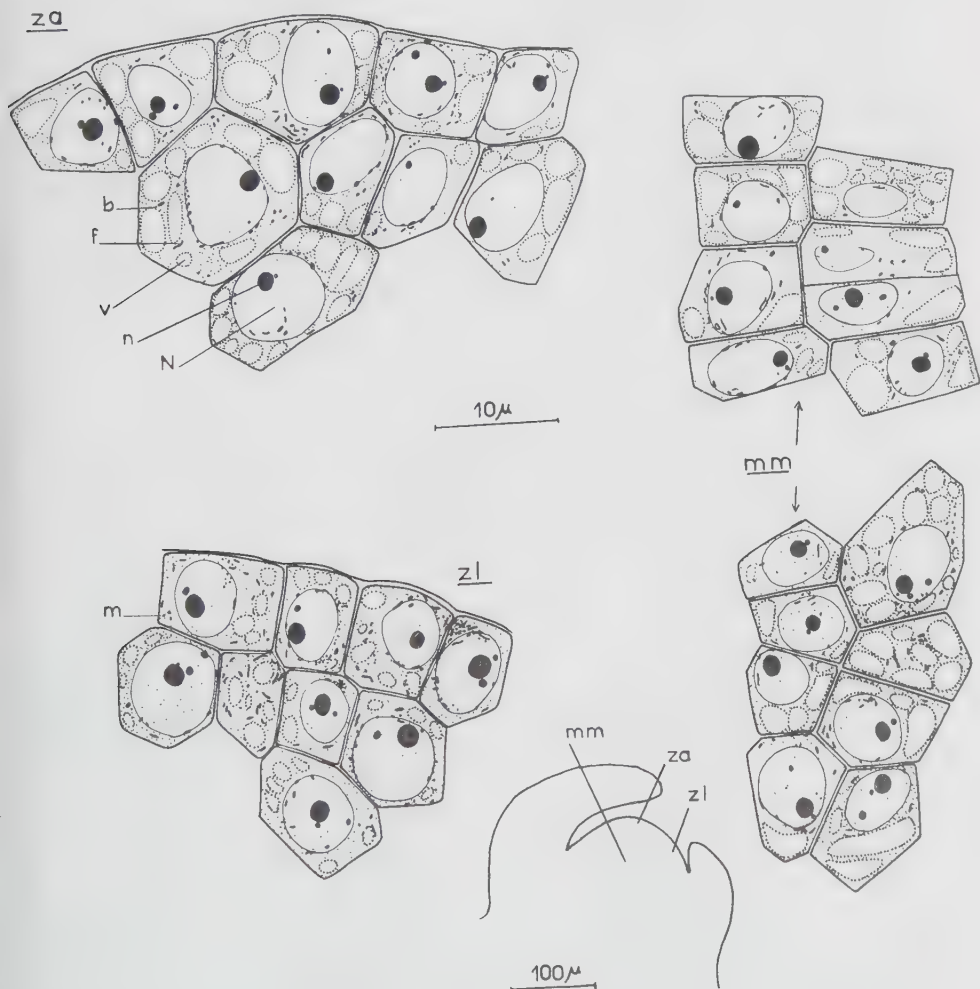


Fig. 41. — Fonctionnement axillaire des méristèmes (*Castanea sativa*). Stade 4. — Période de repos.

L'ensemble est très vacuolisé. Le chondriome est assez hétérogène, ponctiforme, en bâtonnet ou flexueux ; il est peu abondant (Regaud - Hématoxyline).

Mêmes abréviations que Fig. 36.

est au stade initium, quand l'autre est au stade primordium ; l'une est au stade primordium, quand l'autre est au stade ébauche.

Lorsque les écailles sont formées, le rythme des initiations se ralentit considérablement, en particulier au cours du premier hiver du jeune méristème gemmaire. A ce stade (Pl. X, A), les deux écailles sont bien différenciées, leurs deux niveaux d'insertion sont nets.

L'ensemble de l'apex est très vacuolisé (Fig. 41), surtout dans la zone apicale (za). Le chondriome se présente sous une forme variée soit en grains, soit en bâtonnets ; parfois il est ponctiforme. Dans les sections de l'anneau initial que sont les zones latérales (zl), les cellules sont plus petites, aplaties ; leur contenu cytoplasmique est plus riche en ribonucléoprotéines ; leur contenu nucléaire est plus dense et les nucléoles sont un peu plus gros que dans la zone apicale et le méristème médullaire.

Dans le plan perpendiculaire à celui des écailles, le diamètre de l'anneau initial atteint la même dimension que dans le plan des écailles ; l'anneau est alors circulaire. Le fonctionnement ultérieur de l'apex produit des feuilles et des stipules à un rythme lent et constitue ainsi les bourgeons d'hiver.

E. — FORMATION DES FEUILLES (Stade 5).

L'initiation des feuilles se fait au cours du printemps et de l'été de l'année précédant le débourrage du futur bourgeon. Sur la Fig. 42 on peut voir la structure d'un méristème en été. Tous les territoires y sont vacuolisés ; l'activité méristématique la plus forte est localisée dans les primordiums ou dans les ébauches. La morphogénèse est plus active que l'initiation et que l'allongement.

Le ralentissement du fonctionnement se prolonge pendant le premier hiver du méristème gemmaire, au cours duquel ne s'initient lentement qu'une ou deux feuilles, parfois aucune. La formation des feuilles se fait au printemps suivant, un an après la constitution du massif méristématique gemmaire.

Structure du méristème à la formation des feuilles (Fig. 42).

La zonation y apparaît avec assez de netteté. Dans la zone apicale (za) les cellules sont grandes, leur noyau et leur nucléole un peu plus petits que dans les zones latérales (zl). Le méristème médullaire (mm) très vacuolisé est moyennement étendu ; un allongement continu et faible se poursuit, qui sépare les diverses insertions et surélève l'apex au fur et à mesure des initiations. Les cellules du primordium sont très méristématiques ; leur cytoplasme est dense, ainsi que leur contenu nucléaire ; les nucléoles sont

gros, les vacuoles petites et dispersées ; le chondriome est présent sous forme de courts chondriocotes flexueux ou de courts bâtonnets.

Le rythme de la morphogénèse suit avec un peu de retard celui de l'initiation ; d'autre part, la différenciation des ébauches ne se poursuit pas avant l'hiver ; on observe rarement des jeunes feuilles avec limbe et pétiole dans ces jeunes bourgeons.

L'activité essentielle de cet apex est l'initiation ; la morphogénèse est plus lente, l'allongement est faible et continu, il est limité à une élévation progressive de l'anneau initial à chaque initiation.

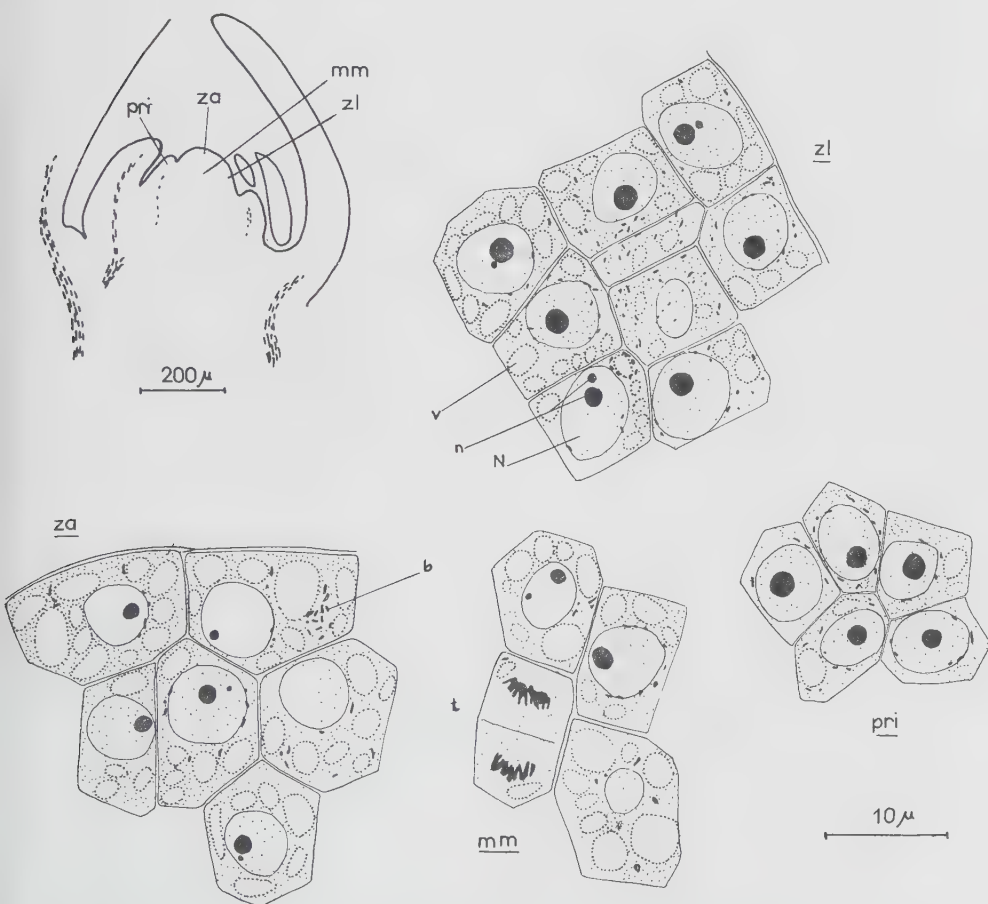


Fig. 42. — Fonctionnement axillaire des méristèmes (*Castanea sativa*). Stade 5. ---

Structure d'un méristème contenu dans un bourgeon axillaire à la fin de l'été.

Le chondriome est peu abondant, la vacuolisation est importante ; les nucléoles sont volumineux surtout dans les zones latérales (zl) et les primordiums (pri) (Regaud - Hématoxyline).

Une télophase (t) est visible dans le méristème médullaire (mm).

En hiver les initiations sont très ralenties (une ou deux feuilles) ; la morphogénèse est alors l'activité principale, mais lente ; les ébauches foliaires deviennent de jeunes feuilles ; l'allongement est stoppé.

II. — VARIATIONS DU RYTHME DE DEVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES EN RAPPORT AVEC LE MODE DE CROISSANCE

La durée d'existence des méristèmes axillaires n'est pas identique pour tous les bourgeons.

Les méristèmes gemmaires des écailles ou des premières feuilles d'un bourgeon ont été formés avant ceux des dernières feuilles ; ils sont généralement à un stade un peu plus avancé et forment rapidement leurs deux écailles, tandis que souvent les méristèmes axillaires des dernières ébauches foliaires n'ont pas formé d'écailles avant l'hiver. Les stades de ralentissement pendant l'hiver sont ainsi assez variables ; ils se produisent soit avant la formation des écailles, soit après, mais il n'a pas été observé de stade de ralentissement intermédiaire entre l'initiation des deux écailles.

L'avance prise par les premiers massifs méristématiques formés n'est pas conservée ; au contraire, la formation des feuilles est plus rapide, au printemps suivant, dans les bourgeons supérieurs.

RALENTISSEMENT DU RYTHME.

Les bourgeons axillaires situés à la partie inférieure des pousses ne se développent pas toujours. Ils sont généralement prêts à fonctionner et il suffit bien souvent d'une coupe sévère du taillis pour que tous les bourgeons restant forment une pousse feuillée. La durée d'existence de leur méristème peut être très longue. Chez le Hêtre ces bourgeons dormants ont un rythme très lent ; la constitution complète à partir du massif méristématique gemmaire peut s'étendre sur plusieurs années ; la plupart de ces bourgeons ne forment jamais de pousse feuillée.

ACCÉLÉRATION DU RYTHME.

Les formations gemmaires des pousses longues à croissance prolongée et rapide, rejet ou jeune plant, ont un rythme de développement accéléré.

— Dans les *pousses courtes*, au moment du débourrage, les massifs méristématiques gemmaires sont en place et ont souvent initié deux écailles.

— Dans les *pousses longues*, les formations axillaires s'édifient au fur et à mesure de l'allongement de la pousse. Les initiations des écailles sont

précoces, mais un peu plus décalées dans le temps. L'apparition de la zonation est tardive ; elle n'est pas encore visible au moment de la formation des premières feuilles, comme le montre une coupe longitudinale dans le plan de la feuille axillant le jeune bourgeon (Pl. X, B). A proprement parler, il n'y a pas à ce stade de zone apicale inactive et il est difficile de limiter un méristème médullaire. Les formations procambiales sont bien développées. Les mitoses sont nombreuses dans tout l'apex et dans les ébauches.

Il est fréquent que les bourgeons axillaires des rejets se transforment immédiatement en pousses feuillées latérales (Pl. I, D). La structure de leur méristème est alors identique à celle du bourgeon terminal des rejets. Dans ce dernier cas le développement complet d'une pousse feuillée à partir d'un massif méristématique gemmaire se fait en quelques mois (2 à 3) au lieu de quelques années.

Sur les pousses axillaires à croissance rapide les deux écailles basales sont insérées à des niveaux différents, ce qui s'explique aisément par leurs initiations successives et par l'allongement rapide et immédiat de l'axe. Parfois même leur forme est altérée : au lieu et place de chaque écaille basale de large insertion ($160^\circ < \beta < 180^\circ$), sont insérées deux lames deux fois plus étroites dont l'insertion totale est voisine de 170° . Il arrive parfois qu'une très petite feuille soit visible entre ces deux lames qui ont alors la valeur de stipules. Le développement anticipé des bourgeons axillaires chez le Hêtre montre les mêmes faits. Ainsi les écailles basales dans certaines conditions sont remplaçables par des feuilles.

Conclusions

Cette étude des méristèmes conduit à distinguer trois types d'activité : l'*initiation*, la *morphogénèse* et l'*allongement*. Les rythmes relatifs et absolus de ces activités sont en rapport étroit avec le mode de croissance.

Ces rythmes donnent aux apex végétatifs d'un même matériel des aspects variés. La structure cytologique de l'ensemble des territoires est ainsi très différente par exemple au stade (c) et au stade (d) (Fig. 35 et Fig. 36). Au sein d'un même méristème on peut déterminer une zonation en territoires sur une coupe longitudinale en examinant la répartition des RNP et la constitution des cellules. Deux zones latérales, où se font les initiations, se restaurent par des mitoses anticlines, ce sont les sections de l'*anneau initial*. Une zone centrale médiane participe à l'élongation de l'axe ; c'est la section du *méristème médullaire*. Une zone apicale, moins méristématique que les précédentes, ne paraît jouer aucun rôle direct dans le fonctionnement de l'apex ; c'est la section longitudinale du *méristème d'attente* (d'après BUVAT).

Sur le matériel étudié, les caractères cytologiques des zones d'un même apex sont moins variés que ceux des zones homologues de deux apex différents, l'un en activité, l'autre au repos. Par exemple, les cellules de la zone apicale au stade (c) (Fig. 35) sont bien plus méristématiques que celles de la zone apicale au stade (d) (Fig. 36) ; la différence est plus marquée qu'entre l'état méristématique de la zone apicale et celui de la zone latérale d'un même stade.

RÔLE DE LA ZONE APICALE.

Chez de nombreuses plantes, la zone apicale joue un rôle actif au moment de la floraison terminale, ce qui justifie l'appellation de méristème d'attente. Chez le *Castanea*, cette zone apicale n'attend aucune floraison terminale, les organes reproducteurs sont axillaires. La disparition de la zonation au moment du débourrage des bourgeons, par suite de l'activité des cellules de la zone apicale, semble bien indiquer un rôle possible dans le fonctionnement végétatif, rôle d'*harmonisation de croissance* peut-être. De plus, la diminution sensible de la taille de cette zone en fin de fonctionnement montre également que les restaurations de l'anneau initial peuvent parfois se faire à ses dépens.

La zone apicale ne paraît vraiment passive que dans les cas de croissance lente ; au moment du débourrage et dans les cas de croissance rapide (rejet), son état méristématique est souvent assez poussé. Il semble bien qu'on puisse lui accorder un *rôle de réserve de cellules*, rôle qui, dans les croissances lentes (pousses courtes), n'a pas grande importance, la restauration de l'anneau initial ayant tout le temps de se faire entre deux initiations. Par contre, dans les croissances rapides (pousses longues), une partie du matériel de restauration est fournie par cette zone apicale.

FORMATIONS AXILLAIRES INFLORESCENTIELLES DU *CASTANEA*

I. — ETUDE DES INFLORESCENCES DU *CASTANEA* SP.

1°. — Généralités

Notre étude des méristèmes de *Castanea* ne serait pas complète sans un examen, même rapide, des méristèmes axillaires inflorescentiels.

En effet, les formations axillaires des feuilles ne sont pas toujours des bourgeons végétatifs qui produiront une pousse feuillée. Certaines sont des inflorescences appelées aussi chatons. On distingue des chatons ♂ n'ayant que des fleurs ♂, et des chatons ♀ ayant quelques fleurs ♀ à leur base.

La floraison du Châtaignier est exclusivement axillaire (Pl. XI, B, C). Les inflorescences sont à l'aisselle de feuilles normales, absolument identiques aux feuilles axillant des bourgeons végétatifs. Leur formation se fait dans des bourgeons dont l'aspect extérieur n'est pas modifié. D'autre part, il n'y a pas, tous les ans, floraison sur les mêmes rameaux et, de ce fait, l'obtention des jeunes stades est difficile et assez fortuite.

Lors de l'élongation des jeunes hampes, au moment du débourrage des bourgeons, l'extrémité des inflorescences a des destinées variables dont une retiendra particulièrement notre attention : la formation d'un petit bourgeon végétatif terminal.

BIOLOGIE DE LA FLORAIISON.

La floraison se fait sur les arbres de plein jet suffisamment âgés, et sur les taillis de plus de 10 ans.

L'exposition des rameaux est un facteur aussi important que l'âge de l'individu, et sur un même arbre les branches exposées au soleil fleurissent, alors que celles à l'ombre ne fleurissent pas. Les rameaux les plus fleuris, et ayant le plus de chatons, sont situés au faite de l'arbre. Ceci représente une difficulté supplémentaire pour l'obtention des échantillons.

Les jeunes arbres ou les jeunes taillis n'ont que des chatons ♂, tandis que les arbres âgés portent des chatons ♂ et des chatons ♀.

Les deux types d'inflorescence peuvent exister sur le même rameau, les ♂ situés à la base du rameau, les ♀ à l'aisselle des dernières feuilles. Il est fréquent que ces chatons soient séparés par un ou deux bourgeons végétatifs qui fourniront, l'année suivante, de nouvelles pousses feuillées ne portant pas obligatoirement des inflorescences.

DESCRIPTION DES DEUX TYPES D'INFLORESCENCES.

Les inflorescences ♂ (Pl. XI, B) sont des grappes de cymes très contractées appelées glomérules. Ces cymes latérales comportent environ 7 fleurs ♂, parfois davantage (13). Chaque chaton porte un grand nombre de glomérules (jusqu'à 60).

Les inflorescences ♀ (Pl. XI, C) sont des grappes de cymes (une vingtaine environ), elles portent des fleurs femelles à la base et des fleurs mâles au sommet. Les fleurs femelles sont en fait des fleurs androgynes dont les étamines ne parviennent généralement pas à maturité. De même les fleurs mâles du sommet de l'inflorescence présentent un rudiment d'ovaire en plus de leurs étamines. Les fleurs femelles sont trois par cyme, mais il peut y en avoir sept dont le développement produit sept châtaignes dans une même bogue (Pl. XI, D). Le nombre des cymes femelles à la base des chatons est variable, souvent inférieur à quatre ; mais il peut être plus important. Généralement seules les fleurs des trois ou quatre cymes inférieures produisent des fruits ; mais il arrive que toutes les fleurs d'une inflorescence soient femelles et produisent des châtaignes (Pl. XI, D).

2°. — Etude phyllotaxique des inflorescences du Châtaignier

A. — TRÈS JEUNES INFLORESCENCES EN FORMATION DANS LE BOURGEON

À l'entrée de l'hiver on peut observer, à l'aisselle des jeunes feuilles de certains bourgeons, de minuscules chatons portant les primordiums de nombreuses bractées et de leurs cymes axillaires. [La bractée et sa cyme axillaire forment un tout que l'on peut appeler le *complexe bractéal* par analogie avec le complexe foliaire. Le complexe foliaire est composé de la feuille (limbe, pétiole et segment), des stipules et des formations axillaires.] Il y a bien sur les inflorescences âgées un renflement sous-jacent à chaque bractée, mais il correspond au développement pris par le système conducteur de la cyme axillaire. Il est possible de dessiner la surface développée de ces jeunes inflorescences à l'aide d'une loupe binoculaire et si possible d'une chambre à dessiner. Toute la surface de la jeune hampe est tapissée par des complexes bractéaux (Pl. XI, A et Fig. 43, A).

On peut tracer une spire unique réunissant les bractées successives ; le long de cette « spirale génératrice » les complexes bractéaux ne paraissent pas jointifs, mais sont tout de même assez rapprochés. L'angle d'insertion moyen est de 100°, tandis que l'angle de divergence moyen est de 110°. La possibilité d'une seule hélice bractéale est à écarter, les bractées successives n'ayant pas de contacts.

D'autres contacts parastiques sont réalisés, par chevauchement :



Fig. 43. — Inflorescences de Châtaignier.

(A) Surface développée d'une jeune hampe mâle dont la surface est entièrement tapissée de complexes bractéaux (bractée et cyme axillaire).

(B et C) Détails d'un jeune complexe bractéal mâle : B, vu de face ; C, vu de profil.

(D et E) Détails d'un complexe végétatif : E, vu de face ; D, vu de profil.

(F et G) Détails d'un complexe bractéal mâle bien développé. En pointillé, les bractées 1, 2, 3, désignent l'ordre des fleurs de la cyme bipare.

(H) Raccordement vasculaire au niveau de l'insertion d'une bractée d'inflorescence mâle. Un seul petit faisceau se raccorde directement à la stèle.

(I) Raccordement vasculaire par 2 fenêtres latérales des faisceaux latéraux fbl d'une bractée située à la base d'une inflorescence androgyn.

(J et K) Vue de profil des raccordements vasculaires des bractées des chatons mâles (J) et androgynes (K). En tiret l'axe de la hampe inflorescentielle.

(L) Relevé phyllotaxique d'une inflorescence mâle.

(Bn, Bn + 3) qui fournit la possibilité de 3 hélices bractéales sénestres.
 (Bn, Bn + 4) » » » 4 » bractéales dextres.
 (Bn, Bn + 7) » » » 7 » bractéales très redressées.

Tout le long de la hampe en formation, la disposition est très régulière. Aucun indice ne permet le choix entre les trois solutions interprétatives ci-dessus.

Les contacts sont difficiles à préciser, aucun élément de morphologie externe ne rendant visibles à la surface de la hampe les *limites d'un segment bractéal* (Fig. 43, B, C). Dans le bourgeon végétatif, les segments des jeunes feuilles sont, au contraire, très nettement dessinés à la surface de l'axe (Fig. 43, D, E).

De plus, l'*insertion de la formation gemmaire* sur l'inflorescence diffère de celle du bourgeon végétatif. Dans la jeune inflorescence, le primordium de la cyme axillaire s'insère sur la hampe par une très large surface (Fig. 43, A, B, C). Il est possible que les formations gemmaires par leur développement important masquent les segments des bractées situées au-dessus d'elles.

La morphologie des très jeunes inflorescences peut être caractérisée :

1° par une *grande régularité dans la disposition des bractées*, fournissant trois interprétations phyllotaxiques (3, 4, 7 hélices) d'égale possibilité ;

2° par l'*importance de l'insertion des primordiums axillaires* ;

3° par l'*absence de limites morphologiques externes visibles d'un segment bractéal*.

Ces caractères se retrouvent-ils identiques dans l'inflorescence adulte ?

B. — INFLORESCENCES DÉVELOPPÉES

Les *réalités phyllotaxiques*, insertion, segments, vascularisation, sont souvent plus facilement observables sur les organes adultes que sur ceux en formation.

Le système conducteur des hampes inflorescentielles comporte les faisceaux libéro-ligneux correspondant à la vascularisation de chaque complexe bractéal. Ces faisceaux unis par une zone cambiale continue forment une stèle assez comparable à celle des tiges de première année. Les raccordements vasculaires s'effectuent par des fenêtres dont la position et le nombre pour chaque insertion font partie des réalités phyllotaxiques.

L'*insertion de la bractée est étroite*, triangulaire à la base des chatons androgynes, presque linéaire sur les chatons mâles. Cette insertion est surmontée d'une *large insertion gemmaire*, circulaire souvent elliptique (le grand axe de l'ellipse étant vertical). La cyme axillaire se situe ainsi au-dessus de la bractée, tandis que le bourgeon végétatif se trouve dans le plan

horizontal de l'insertion foliaire entre celle-ci et l'axe (Fig. 43, D, F). Il est souvent nécessaire de sectionner à leur base toutes les cymes pour faire un relevé phyllotaxique ; celui-ci sera facilité par l'étude des coupes transversales qui fournissent des renseignements numériques précieux pour les angles de divergence et d'insertion. Ainsi l'angle de divergence *moyen* est de 110° et l'angle d'insertion moyen est de 100° environ.

La définition du segment bractéal est délicate. Il faut faire ici une distinction entre les bractées axillant des cymes ♂ (bractées ♂) et les bractées axillant des cymes ♀ (bractées ♀).

Bractées ♂.

Sur les inflorescences mâles, aucun signe extérieur, renflement ou cannelure, ne permet de déceler un segment bractéal. La vascularisation de la bractée se compose de plusieurs faisceaux, petits, à peu près parallèles et dont aucun ne semble avoir d'importance primordiale. Ces faisceaux se réunissent généralement en un seul dont le raccordement à la stèle se fait presque à angle droit au niveau même de l'insertion bractéale (Fig. 43, J, H).

Ce faisceau est si mince qu'il est difficile de parler de fenêtre au niveau de son raccordement à la stèle.

Ainsi l'étude de la vascularisation, utile pour la détermination de l'angle de divergence, ne peut donner aucun renseignement positif sur le segment bractéal, ni sur sa largeur (raccordement d'un seul faisceau), ni sur sa longueur (les faisceaux bractéaux n'ont aucun trajet vertical indépendant le long de la hampe inflorescentielle).

Bractées ♀.

A la surface de la hampe au niveau des cymes axillaires ♀, il est généralement possible de suivre un léger renflement longitudinal limitant un segment bractéal au-dessous de l'insertion de la bractée ♀. Ce renflement s'estompe à peu près à la moitié de l'entrenœud. Au niveau de l'insertion, les nombreux mais petits faisceaux de la bractée se groupent en deux faisceaux de moyenne importance et parfois un troisième central plus petit. *Le raccordement des faisceaux latéraux se produit plus haut que l'insertion sous-jacente*, généralement vers la moitié de l'entrenœud. A ce niveau on peut observer deux fenêtres latérales bien marquées qui modifient la forme de la stèle sur une certaine hauteur, tout à fait comme dans l'appareil végétatif (Fig. 43, K, I). Le raccordement du faisceau central, lorsqu'il existe, est très discret. En ce qui concerne les bractées ♀, il semble qu'on puisse affirmer l'existence d'un segment bractéal : prolongement de la bractée à la surface de la hampe et à l'intérieur de celle-ci par des tissus qui sont directement joints à elle... ; mais le segment d'une bractée descend-il jusqu'à l'insertion de la bractée inférieure ?

DISCUSSION SUR L'EXISTENCE MÊME DU SEGMENT BRACTÉAL.

L'absence de renflement externe (bractées ♂), le fait que les faisceaux se raccordent à la stèle près de l'insertion (bractée ♀) ou au même niveau (bractée ♂), tout cela implique-t-il que les bractées ♀ n'aient qu'un segment réduit et que les bractées ♂ n'en aient pas ? Est-il encore possible dans ces conditions de déterminer des contacts parastiques ?

Dans l'appareil végétatif on a considéré que le segment foliaire comprend la continuation du parenchyme ventral et du système vasculaire de la feuille. Le segment bractéal doit-il obligatoirement comporter ces deux tissus en continuité avec ceux de la bractée, ou peut-il se composer uniquement, sur tout ou partie de son trajet, du parenchyme ventral de la bractée ?

Si on considère que le segment bractéal s'arrête sensiblement au niveau du raccordement des faisceaux bractéaux à la stèle, la théorie des hélices foliaires, essentiellement basée sur les contacts entre segments, n'est pas applicable. En effet, les bractées n'ayant entre elles aucun contact vasculaire, leurs segments n'en auraient pas davantage ; le tracé des hélices bractéales multiples serait possible, mais le long de chaque hélice les bractées ne seraient pas en contiguïté et ces hélices bractéales n'auraient pas plus de valeur interprétative que n'en a la spirale génératrice.

Si on admet, au contraire, que le segment bractéal peut ne pas comporter obligatoirement des éléments vasculaires bractéaux, mais peut être réduit (partiellement ou en totalité) à un parenchyme en continuité avec le parenchyme ventral de la bractée, on peut alors essayer d'appliquer la théorie des hélices foliaires aux hampes inflorescentielles. Dans ce cas, en l'absence des renflements externes et des éléments vasculaires internes, *comment tracer les limites des segments bractéaux ?* Le faible développement des bractées paraît exclure une augmentation de l'angle d'insertion après le stade primordium (par opposition à ce qui a été observé pour les stipules de *Fagus silvatica*). Ainsi la largeur de l'insertion doit-elle sensiblement correspondre à celle du segment. Il suffira donc de tracer, de chaque côté de l'insertion bractéale, deux lignes verticales descendant jusqu'aux insertions sous-jacentes.

ESSAI D'APPLICATION DE LA THÉORIE DES HÉLICES FOLIAIRES MULTIPLES.

Supposons à présent que la notion de segment bractéal ait un sens et que sa largeur soit celle de l'insertion. La disposition des bractées obéit-elle à la théorie des hélices foliaires multiples : « les feuilles sont sur les tiges,

disposées sur des hélices le plus souvent multiples..., prolongées sur la tige par leurs segments foliaires, les feuilles apparaissent contiguës sur une même hélice » ?

La grande régularité observée sur les inflorescences en formation n'apparaît plus sur les inflorescences développées. Les distances verticales sont modifiées et il est fréquent que 2, 3 et parfois 4 bractées soient insérées sensiblement au même niveau, en pseudo-verticilles. Il est, de plus, fréquent d'observer des changements de sens d'enroulement de l'unique spire reliant les bractées successives. C'est ce qui s'est produit sur l'inflorescence prise comme exemple (Fig. 43, L).

Les contacts observables sont ceux décrits dans la très jeune inflorescence, mais combien plus variables :

(B_n et B_{n+1}) tantôt n'ont aucun contact (1 et 2), tantôt sont juxtaposés (2 et 3), tantôt chevauchent (23 et 24).

De même le contact ($B_n - B_{n+3}$) est réalisé soit par un très grand chevauchement (4-7), soit par un très petit qui est à peine plus qu'une juxtaposition (7-10); parfois ce contact ($B_n - B_{n+3}$) n'est pas réalisé (13-16).

Enfin, (B_n et B_{n+4}) sont parfois presque entièrement superposées (1 et 8), avec un large contact permettant la possibilité de 7 hélices bractéales, parfois elles sont superposées sans aucun contact (4 et 11) ou encore ne sont pas du tout dans le même plan vertical (10 et 17).

La croissance de l'inflorescence semble avoir profondément modifié les rapports de position des bractées. Pareille chose n'a pas été observée sur l'appareil végétatif où la croissance ne modifie que les distances verticales occasionnant de temps en temps (rarement chez les Cupulifères) la formation de pseudo-verticilles.

La possibilité d'une seule hélice bractéale de même tracé que la spirale génératrice est écartée par l'absence fréquente de contacts entre bractées successives.

On peut, par contre, tracer 3 hélices qui comprendraient toutes les bractées de l'inflorescence :

1 — 4 — 7 — 10 — 13 — 18 — 21 — 23 — 27 — 30
 2 — 5 — 9 — 12 — 15 — 17 — 20 — 24 — 28
 3 — 6 — 8 — 11 — 14 — 16 — 19 — 22 — 25-26 — 29

A partir de la bractée 23 on peut aussi tracer 4 hélices :

21 — 23 — 27
 24 — 28
 — 20 — — — — — 25 — 29
 — 19 — 22 — 26 — 30

tracé très court, car 27 n'a de contact qu'avec 28 et 30 et ne peut donc être sur une hélice ne comprenant ni 28 ni 30. En fait, cette possibilité de 4 hélices paraît très transitoire. La seule possibilité de 3 hélices ne peut être réalisée qu'avec de nombreuses variations dans le mode de continuité, dans le rythme de fonctionnement (entre 20 et 24, 2 bractées formées sur l'hélice 1, 0 sur l'hélice 2 et 1 sur l'hélice 3) et enfin de nombreux changements de sens (jusqu'à 5 sur une même hélice).

Il apparaît donc que la théorie des hélices foliaires multiples soit d'application délicate pour ne pas dire hasardeuse chez les inflorescences développées de châtaignier, en admettant même que cette application soit justifiée par la présence d'un segment bractéal partiellement défini pour les bractées ♀. Mais il y a trop peu de bractées ♀ sur une inflorescence ♂ pour faire une étude phyllotaxique, et le contact entre segments au niveau des cymes ♂ n'existe pas davantage.

Il est intéressant de remarquer que la grande régularité des dispositions bractéales de la gemmule d'inflorescence disparaît souvent sur les inflorescences développées.

La perte de la disposition régulière des complexes bractéaux au cours de la croissance de la hampe n'a guère d'équivalent dans l'appareil végétatif où les contacts entre ébauches dans les bourgeons, entre feuilles développées sur les pousses feuillées et entre cicatrices foliaires sont les mêmes que sur les rameaux âgés.

Ceci est donc un phénomène nouveau qui montre que la contiguïté des segments n'est pas le fait essentiel. La théorie des hélices foliaires, née de l'étude des rameaux adultes, a conduit à l'étude des méristèmes et à la définition de l'anneau initial. Il est heureux que sur les rameaux végétatifs la vascularisation précoce conserve les rapports entre les feuilles dès les plus jeunes stades ; car si les phénomènes de croissance ultérieure disloquaient tant soit peu les contacts, l'existence des hélices foliaires eût peut-être été difficile à observer.

Ces changements de contacts au cours de la croissance de la hampe m'ont incitée à étudier le fonctionnement des méristèmes inflorescentiels primaires formateurs des hampes.

II. — MERISTEMES INFLORESCENTIELS PRIMAIRES

1°. — Recherches personnelles

Les inflorescences de Châtaignier se forment précocement à l'aisselle des feuilles dans des bourgeons extérieurement identiques aux bourgeons purement végétatifs. Nous avons vu que c'est une grande difficulté pour l'obtention des premiers stades.

Le plus jeune stade observé (Pl. XII) est celui de la photo A ; la photo B représente un méristème axillaire végétatif sensiblement du même âge.

A. — FORMATION DES APEX INFLORESCENTIELS

A ce stade, l'apex inflorescentiel n'a encore produit aucune formation. On y observe une zonation assez nette montrant deux plages latérales (ZL) plus méristématiques.

Sur le côté droit, à mi-hauteur, une quinzaine de cellules disposées sur quatre rangs sont très chromatophiles. A cet emplacement, des cloisonnements périclines de l'assise sous-épidermique intéressent une dizaine de cellules. Cette zone (ZL) correspond à l'initiation latérale d'une bractée et de sa cyme axillaire.

Un peu plus haut, sur le flanc gauche, dans le tiers supérieur de l'apex, on observe une zone de quelques cellules un peu moins méristématiques que les précédentes, mais plus que les cellules environnantes. Seule la troisième couche y a subi des divisions périclines dans deux cellules. C'est un stade d'initiation plus jeune que le précédent. Les premières divisions d'initiation semblent affecter d'abord les couches profondes. Doit-on considérer cette troisième couche comme une troisième assise tunicale ou comme l'assise externe du corpus ?

La comparaison avec le méristème végétatif du même âge montre que l'apex inflorescentiel comporte un plus grand nombre de cellules au moment des premières initiations qui sont plus tardives que dans l'apex végétatif.

L'évolution ultérieure accentue encore les différences entre les deux types de fonctionnement. Les méristèmes inflorescentiels continuent à s'allonger considérablement sans individualisation d'ébauches latérales. Cette évolution est un peu différente suivant la nature de l'inflorescence.

B. — FONCTIONNEMENT DES APEX INFLORESCENTIELS MÂLES

(Pl. XIII et Fig. 44)

Les premières inflorescences formées dans le bourgeon, à l'aisselle des premières feuilles, sont essentiellement mâles.

Phase d'allongement (Pl. XIII, A et Fig. 45, A).

La formation de la hampe se fait rapidement dans le jeune bourgeon, au cours de l'été et de l'automne précédant la floraison. A ces stades on peut difficilement distinguer une zonation apicale ; les jeunes hampes sont constituées d'une zone externe très méristématique, comparable au manchon *méristématique* de Grégoire, et d'une zone centrale très vacuo-

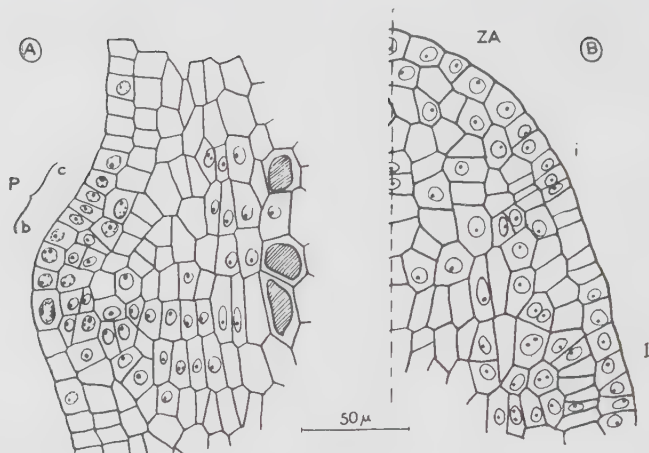


Fig. 44. — Méristèmes inflorescentiels mâles du *Castanea sativa*.

(A) Coupe longitudinale au niveau d'une protubérance P latérale unique pour la bractée b et sa formation gemmaire c.

(B) Coupe longitudinale d'un apex inflorescentiel mâle fixé en janvier.

i : initiation latérale ; I : initium ; ZA : zone apicale dont les cellules sont à peine moins méristématiques.

lisée formant la moelle. S'il y a une zone apicale, un peu moins active, elle est de très faible importance et la grande activité de l'allongement la restreint encore.

Phase d'organogénèse latérale.

Lorsque cet allongement se ralentit (Pl. XIII, B, C), on observe parfois une légère zonation apicale délimitant dans l'ensemble périphérique une plage apicale moins chromatique et dont les cellules plus grosses sont plus vacuolisées. Dans les zones latérales de ces hampes, on peut alors observer de faibles proéminences en assez grand nombre. Dès le début de l'hiver, les premières inflorescences formées portent de 20 à 25 formations latérales, soit plus de la moitié du nombre des cymes axillaires du chaton mûr.

L'organogénèse se fait très lentement, mais de façon continue. Les formations de la base de la hampe sont à des stades un peu plus avancés que vers le sommet (Fig. 45, B).

A la base de la hampe, on distingue des petites bractées axillant des bombements méristématiques qui parfois sont déjà importants. La vascularisation de la bractée est très discrète et se borne généralement au niveau du raccordement à un seul faisceau de procambium. Le système vasculaire de la stèle est assuré par des cordons procambiaux qui se forment en profondeur en face de chaque jeune formation latérale.

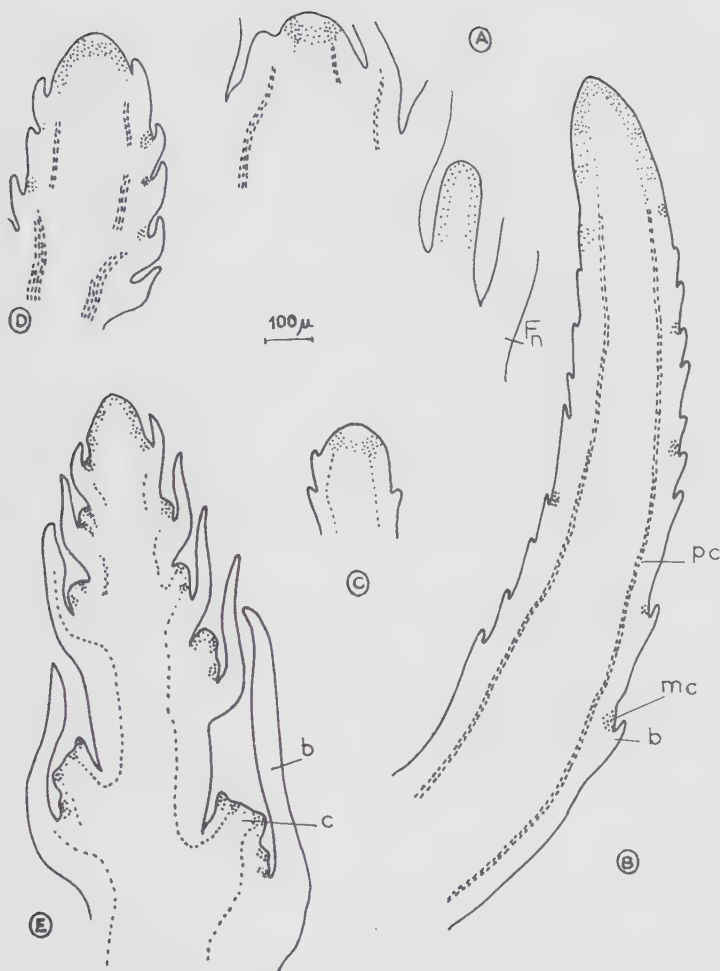


Fig. 45. — Méristèmes inflorescentiels du *Castanea sativa*.

(A) Coupe longitudinale d'un bourgeon d'hiver montrant l'apex végétatif terminal et à l'aisselle d'une feuille (Fn) une jeune inflorescence ♂ en formation (Phase d'allongement). Cf. phot. A Pl. XIII.

(B) Coupe longitudinale d'une hampe d'inflorescence ♂ à un stade ultérieur (fixation en février). L'organogénèse latérale commence (phase d'organogénèse).

(C et D) Coupes longitudinales de hampes d'inflorescences ♂ en mars, c'est-à-dire avant le débourrage des bourgeons (C) et en mai (D). Cf. Pl. XIV.

Remarquer que l'organogénèse se fait au fur et à mesure des initiations et en même temps que l'allongement.

(E) Coupe longitudinale d'une inflorescence ♀.

b : jeune bractée ; mc : méristème à l'origine de la cyme axillaire de la bractée ; pc : procambium ; c : fleur médiane de cyme axillaire.

Vers l'*apex* de la jeune inflorescence, les protubérances sont uniques pour chaque complexe bractéal (Fig. 44, A). Les deux assises tunicales externes sont nettes ; on y voit la trace de trois divisions périclines récentes, mais la proéminence (P) a été provoquée par des mitoses périclines sous-jacentes, où apparaissent les premières cellules procambiales.

La coupe d'une très jeune formation (I) à peine saillante (Fig. 44, B) montre, en effet, avec netteté, les deux assises tunicales qui n'ont été affectées par aucune division péricline, tandis que les couches sous-jacentes montrent des divisions anticlines et périclines dans un désordre d'orientation assez comparable à celui des cellules du corpus.

La zonation de l'*apex inflorescentiel* est faible (Pl. XIII, B, C). On peut néanmoins distinguer parfois à l'extérieur d'une zone plus différenciée, correspondant à la future moelle, une zone *méristématique latérale et apicale* dans laquelle les cellules de la région apicale sont un peu moins actives. Cette zonation à l'intérieur du manchon méristématique est un peu subtile et, dans bien des cas, inobservable. Quelle interprétation en donner ?

On peut penser que la rareté de cette zonation provient de la difficulté d'obtenir des coupes exactement axiales, jointe à l'étroitesse de la zone apicale (25 μ). Dans ce cas, les coupes où la zonation est visible seraient alors les seules axiales.

Il se pourrait également que les seules coupes où on voit une légère zonation correspondent à des apex en état de moindre activité, les initiales latérales étant alors dans une phase plus active que les cellules apicales.

C. — FONCTIONNEMENT DES APEX INFLORESCENTIELS ANDROGYNES

Les premiers stades de la formation des hampes ne se distinguent guère de ceux des très jeunes formations axillaires végétatives. La différence n'apparaît qu'au moment où le matériel accumulé par la zone gemmaire prend une grande importance, sans qu'il y ait production de primordiums (Pl. XIV, A). C'est alors un méristème allongé où on observe une zonation nette qui délimite une zone apicale inactive comparable à celle des méristèmes végétatifs. Cette zone apicale intéresse environ 8 cellules épidermiques et a une profondeur de 4 ou 5 cellules. Elle apparaît comme une lentille au-dessus de deux méristèmes en continuité : un *méristème latéral* (ZL), dans lequel les cloisonnements sont essentiellement anticlines, et un *méristème central médullaire*, qui est en pleine activité.

Au cours de l'évolution du méristème inflorescentiel ♂, on observe des variations de dimension des divers territoires.

Le méristème médullaire garde une intense activité sur une grande hauteur pendant l'édification des formations latérales ; puis son impor-

tance diminue et, avant la floraison, il est très étroit. Il ne reprend d'activité qu'au moment de l'élongation des hampes.

La zone *terminale inactive* a une dimension de plus en plus faible ; son importance est variable suivant le degré d'activité de l'ensemble du méristème : très nette dans l'apex avant le débourrage des bourgeons (Pl. XIV, A, B, C), elle n'est plus visible au moment de l'élongation des hampes qui, chez les inflorescences androgynes, coïncide avec la formation des cymes axillaires supérieures.

Les zones *méristématiques latérales sont organogènes*. Leur activité produit les bractées axillant les cymes. Un faible élargissement prépare la surrection des primordiums bractéaux à l'aisselle desquels les initiums gemmaires se développent avec un léger retard (Pl. XIV, D, E). La formation des soubassements bractéaux, préalable à la surrection des primordiums bractéaux est, de plus, réduite. De même le décalage entre l'organogénèse de la bractée et de sa formation axillaire s'atténue peu à peu, au sommet de l'inflorescence, les deux se forment presque en même temps. Néanmoins les bractées conservent au sommet un développement plus important que celles des inflorescences ♂ (Fig. 45, E).

D. — COMPARAISON DES FONCTIONNEMENTS INFLORESCENTIELS ET VÉGÉTATIFS

Il n'est pas possible d'identifier ces fonctionnements comme MUSTAPHA a pu le faire sur son matériel. Les rythmes relatifs de l'initiation et de la morphogénèse ne sont pas les mêmes.

a) *Constitution des feuilles et des bractées.*

Dans le *bourgeon végétatif*, le développement des feuilles suit rapidement leur initiation. Une parenthèse doit être faite ici sur la morphogénèse particulièrement tardive de certaines préfeuilles primordiales que nous étudierons dans un chapitre suivant.

Dans l'*apex inflorescentiel* androgyne, le développement des bractées est moins précoce que dans le méristème végétatif, mais il est plus rapide que dans l'*apex inflorescentiel* ♂. Dans celui-ci, la constitution des bractées est tout à fait tardive, les initiations se succèdent, mais la morphogénèse est très lente, la transformation d'un initium en un primordium se fait dans le même temps que l'initiation de 18 productions latérales. En effet, la figure 44 B montre l'initium de la 20^e production latérale d'une inflorescence et la figure 44 A représente le primordium de la 12^e formation produite sur la même inflorescence. Entre ces deux futures bractées, il y en a 8 qui sont à des stades d'évolution intermédiaires.

b) *Constitution des formations axillaires.*

L'organogénèse du *bourgeon axillaire végétatif* est en retard sur celle de la feuille, elle ne commence qu'après le stade ébauche foliaire (cf. chapitre formation des bourgeons axillaires végétatifs).

Dans les *inflorescences androgynes*, le développement de la cyme axillaire est un peu décalé par rapport à celui de la bractée (Pl. XIV, E).

Par contre, la formation de la cyme axillaire se confond avec celle de la bractée *dans les inflorescences* ♂ où il y a surrection d'un seul bombement pour les deux (Fig. 44, A). C'est ainsi que dans l'apex ♂ une large zone est consacrée à une seule formation latérale, bractée et cyme, dont les cellules, très méristématiques, sont difficiles à distinguer des cellules initiales des formations ultérieures. Distinguer dans ce manchon latéral un anneau initial avec sa régénération est une opération délicate.

Au point de vue ontogénique comme au point de vue phyllotaxique, les inflorescences androgynes semblent avoir certains caractères intermédiaires entre ceux de l'appareil végétatif et ceux des inflorescences ♂.

c) *Constitution des formations procambiales et vasculaires.*

Dans l'*appareil végétatif*, la formation du procambium est très précoce ; elle commence avant la surrection du primordium foliaire (Pl. XIV, D), au cours de l'élargissement horizontal qui produit le soubassement foliaire ; parfois même, on observe des cellules procambiales dès les premières mitoses initiatrices. De toute façon, la mise en place de la vascularisation du segment foliaire est faite avant celle de la feuille et bien avant celle de la formation axillaire. C'est ainsi que l'étude des rameaux âgés est toujours possible avec exactitude par l'examen des relations vasculaires primaires entre les segments foliaires.

Il en est tout différemment dans le cas des *inflorescences* mâles. Les formations procambiales y apparaissent après surrection d'une protubérance unique qui fournira la bractée et sa cyme axillaire (Fig. 44, A). Elles se forment dans le même plan horizontal que cette protubérance et non au-dessous d'elle, comme c'est le cas dans l'appareil végétatif. La formation de la vascularisation bractéale est synchrone de la vascularisation gemmaire et ultérieure à la mise en place des initiums. De plus, le système conducteur de la bractée est aussi réduit que la bractée elle-même et se limite, au niveau du raccordement, à un seul faisceau médian, ce qui ne permet aucune délimitation latérale précise d'un segment bractéal.

L'apparition du procambium au même niveau que la protubérance unique, et non au-dessous d'elle, ne permet pas de définir anatomiquement un segment bractéal qui soit la continuation des tissus de la bractée sur l'inflorescence.

Dans les *inflorescences androgynes* au niveau des cymes en particulier, et parfois également dans toute la hampe, la morphogénèse est plus rapide et suit de plus près les initiations ; il y a élargissement horizontal antérieur à la surrection du primordium bractéal (Pl. XIV, D). La taille de la bractée est plus importante, ainsi que sa vascularisation : il y a au niveau du raccordement 3 faisceaux dont 2 latéraux qui délimitent un segment bractéal. La déformation de la stèle sous les raccords est faible, mais décelable encore au niveau de l'insertion sous-jacente (Pl. XIV, F).

L'importance du système conducteur comme repère phyllotaxique est considérable.

Le moment de sa *mise en place* est une connaissance précieuse, car les rapports entre les éléments sont conservés par la vascularisation : les contacts sur les organes développés sont ce qu'ils étaient, non pas au moment de l'initiation, mais au moment de la formation du système préconducteur. Lorsque la vascularisation suit de très près l'initiation ou du moins se produit pour un élément avant que les éléments voisins ne soient initiés, lorsqu'elle se fait au fur et à mesure des initiations, les contacts observés chez l'organe développé sont les mêmes que ceux des premiers stades qui suivent l'initiation. C'est ce qui se produit dans l'appareil végétatif.

Par contre, lorsque les initiations se succèdent et que la vascularisation ne commence à apparaître qu'à la 10^e formation au-dessous de l'apex, il est évident que la moindre croissance différentielle horizontale modifie les positions respectives des éléments et leurs contacts peuvent alors être tout à fait différents de ceux du niveau de l'initiation (cas des *inflorescences ♂*).

La *nature de la vascularisation* a également une grosse importance : la présence d'un seul faisceau, pour une bractée se raccordant par une seule fenêtre, ne peut pas permettre de conserver les contacts ; il suffira d'une croissance différentielle horizontale pour écarter des éléments qui, au moment de leurs initiations, étaient voisins ou inversement (cas des *inflorescences ♀* au niveau des cymes mâles).

Le mode de formation des bractées des *inflorescences ♂* est tout à fait différent de celui des feuilles. Aucun soubassement ne précède la surrection de la future bractée ; aucun segment ne prolonge les tissus de la bractée sur la hampe.

Les conclusions tirées de l'étude phyllotaxique des *inflorescences développées ♂* ou *♀* ne sont pas toujours exactes, du fait des changements de contact qui se produisent au cours de la croissance.

2°. — Aperçu historique rapide

Les méristèmes inflorescentiels sont l'objet de controverses quant à l'interprétation de leur fonctionnement. Au sein même de l'école PLANTEFOL-BUVAT se dessinent des divergences qui, peut-être, ne sont que des querelles de mots.

Pour les uns (LANCE-RONDET) l'anneau initial, caractérisé par son fonctionnement plastochronique, n'intervient pas dans la formation de l'inflorescence. Le méristème d'attente entre en activité organogène et forme l'inflorescence. A ce moment-là l'état méristématique des cellules n'est plus essentiellement localisé sur les côtés de l'apex, mais gagne la partie axiale ; ceci s'accompagne d'un élargissement considérable du méristème chez les Composées étudiées, dont le capitule constitue une inflorescence d'un type un peu particulier. A. LANCE a défini une « Phase intermédiaire », stade limite pendant lequel le méristème peut encore reprendre un fonctionnement végétatif sous l'influence de facteurs externes appropriés. D'après cet auteur, la phase intermédiaire représente le délai entre le fonctionnement organogène de l'anneau initial et celui du méristème d'attente. Les auteurs cités précédemment ont étendu leur étude et leur interprétation à d'autres types d'inflorescences, en particulier à des grappes (Betterave et Véronique).

D'autres auteurs, MUSTAPHA en 1956 sur *Cleome spinosa*, BERSILLON sur *Oenothera biennis* et PHELOUZAT sur *Agrimonia eupatoria* en 1957, insistent au contraire sur la continuité du fonctionnement plastochronique de l'anneau initial au moment de la formation de l'inflorescence (en l'occurrence des grappes). J. BONNANT, qui observe un changement dans la répartition de l'état méristématique de l'apex au moment du passage à la floraison chez le *Nicotiana Tabacum*, affirme néanmoins la permanence de l'anneau initial.

En 1961, A. LANCE-NOUGARÈDE compare le fonctionnement reproducteur de deux plantes vivaces construisant des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale : une labiée, *Teucrium scorodonia* et une crucifère, *Alyssum maritimum* ; elle en tire la conclusion suivante : « les méristèmes reproducteurs ne comportent pas la même uniformité structurale et fonctionnelle que les méristèmes végétatifs et les types de fonctionnements reproducteurs sont aussi divers que les types morphologiques d'inflorescences qu'ils construisent ».

Je n'ai pas entrepris cette étude dans le but de démontrer ou de nier le rôle de tel ou tel territoire méristématique, mais simplement pour connaître le mode de formation des complexes bractéaux et comprendre pourquoi leurs positions respectives subissaient au cours de la croissance des hampes des variations importantes de nature à bouleverser la disposition si régulière visible sur les très jeunes inflorescences.

III. — DESTINÉES DES MERISTEMES INFLORESCENTIELS PRIMAIRES

Au moment du débourrage, les hampes contenues dans les bourgeons à l'aisselle des jeunes feuilles s'allongent et l'organogénèse latérale s'accélère pour constituer les chatons. Le méristème terminal peut alors avoir plusieurs destinées, assez différentes.

1°. — Inflorescences androgynes

Les inflorescences portant à leur base des cymes ♀ sont les plus jeunes et leur développement n'est pas terminé au moment du débourrage.

L'apex perd sa forme arrondie, devient pointu et ne présente plus de zonation nette (Pl. XIV, E). L'*activité de la zone apicale* peut être expliquée de deux façons :

— Elle peut être justifiée par l'intensité générale des trois ordres d'activité : initiation, morphogénèse et allongement. C'est un fait qui a été souvent observé, en particulier dans les méristèmes végétatifs de *Castanea*, au moment du débourrage.

— Il est possible qu'il y ait une autre raison, qui est la fréquente formation d'une *fleur terminale* à l'extrémité des inflorescences androgynes. Cette fleur terminale (Pl. XV, A, B) est souvent plus évoluée que les fleurs des cymes immédiatement sous-jacentes. Son développement est fréquemment stoppé par le flétrissement général de la hampe au-dessus des cymes. La formation de cette fleur terminale utilise tout le méristème terminal et en particulier la zone apicale dont l'activité est ainsi explicable. Le méristème constituant cette zone est effectivement un *méristème d'attente* d'une floraison terminale.

2°. — Inflorescences mâles

Il n'a jamais été observé de fleur terminale dans les hampes n'ayant que des cymes ♂. La destinée de l'apex inflorescentiel ♂ présente trois éventualités.

1. — Le méristème terminal *continue* souvent son *fonctionnement* au cours de l'épanouissement des inflorescences et pendant quelque temps après, formant ainsi encore de 5 à 20 cymes axillaires. Ces dernières parviennent rarement à maturité et l'ensemble forme une hampe de plus en plus mince à l'extrémité de l'inflorescence fleurie (Pl. XVI, A). Finalement l'apex meurt plus ou moins rapidement (Fig. 46, B).

2. — La nécrose de l'apex peut se produire de façon précoce au moment du débourrage, l'inflorescence ne comporte alors que les cymes initiées dans le bourgeon (Fig. 46, C).

3. — Il arrive parfois qu'il se constitue à l'extrémité de certaines inflorescences ♂ un *petit bourgeon* de 5 à 8 mm de long formé par des bractées très développées ou par *quelques feuilles entourées de leurs stipules* (Fig. 46, D et Pl. XVI, B). Ces feuilles souvent petites ont d'indiscutables caractères foliaires : présence d'un pétiole, d'un limbe avec nervures principale et latérales. A leur aisselle le méristème gemmaire est végétatif.

Le fonctionnement du méristème terminal produit ainsi des feuilles et des stipules et non plus des bractées axillant des cymes.

Une observation morphologique comparable a été faite par A. LANCE et RONDET sur la Betterave ; ces auteurs ont désigné ces bourgeons du nom de

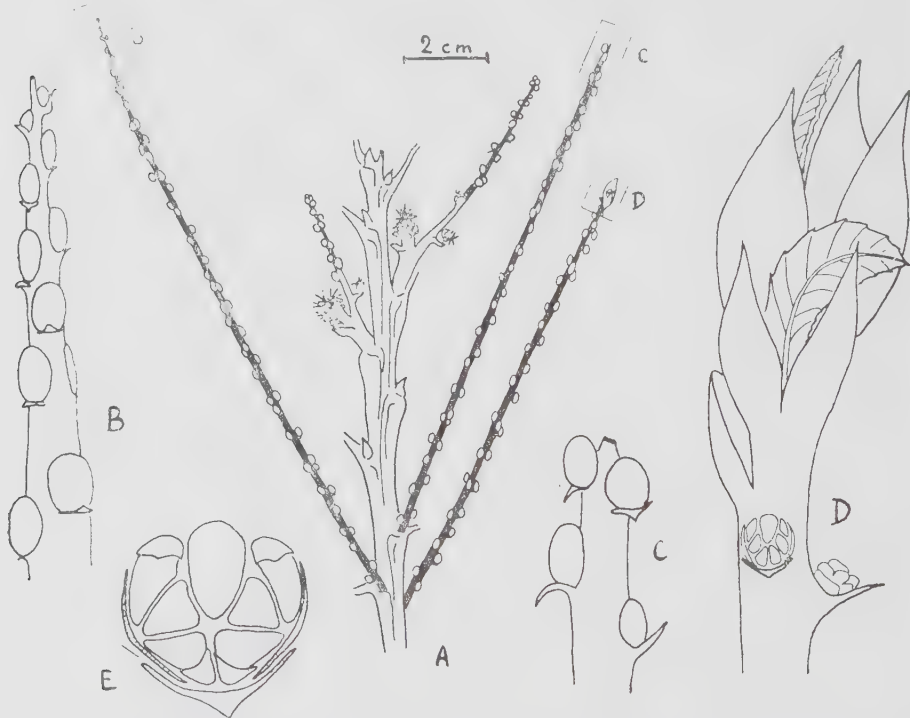


Fig. 46. — Destinées des apex inflorescentiels du *Castanea sativa*.

(A) Extrémité d'une pousse annuelle portant des inflorescences mâles, des bourgeons végétatifs et des inflorescences hermaphrodites. Les hampes ou portions de hampes qui portent les cymes mâles sont figurées en noir.

Sommets d'inflorescences mâles :

(B) Fonctionnement inflorescentiel total de l'apex au printemps.

(C) Mort de l'apex au printemps.

(D) Fonctionnement végétatif du méristème terminal.

(E) Détail d'une cyme axillaire mâle ; les bractées sont figurées en pointillé.

rosettes perchées. Ce terme a été utilisé pour la première fois en France par CHOUARD pour désigner les faits suivants : sur des espèces habituellement à rosette, l'action de certains facteurs chimiques ou physiques provoque l'élongation des entrenœuds à la base de la plante. C. PICARD a décrit par exemple des rosettes perchées obtenues chez l'*Oenothera* par l'action de la gibbérelline. Les feuilles sont d'abord éparses le long d'un axe, puis réunies en rosette au sommet. Ces rosettes perchées sont d'origines végétatives, on peut les faire s'enraciner (*Scabiosa*) et il en part des inflorescences. Les rosettes décrites par A. LANCE et RONDET, dues à un traitement photopériodique, terminent une inflorescence. Leur apex est interprété par les auteurs comme un apex inflorescentiel, mais il y a néanmoins des bourgeons axillaires végétatifs à l'aisselle des feuilles (ou bractées foliacées) (cf. Fig. 2, b).

Chez le *Castanea*, la structure du méristème au moment de la formation des bourgeons terminant les inflorescences mâles est tout à fait comparable à celle d'un apex végétatif. Sur la photo C, Pl. XV, on peut observer une large zone apicale (ZA) très vacuolisée inactive et deux zones latérales (ZL) reliées par un méristème médullaire (Mm) très important. Rien ne permet sur simple examen de la seule portion supérieure de la coupe de déterminer l'appartenance à une extrémité d'inflorescence. [Comparer le stade (e) des méristèmes terminaux végétatifs (Pl. VI, A) et cette photo.] Il n'y a aucun doute que la structure de ce méristème est infiniment plus proche de celle d'un méristème végétatif que de celle d'un apex inflorescentiel ♂ au moment de l'initiation des bractées et des cymes ♂.

Conclusions

— Le fonctionnement du méristème terminal des *inflorescences* ♀ est clair. Les bractées s'initient de façon tout à fait comparable aux feuilles. Le méristème présente des zones de restauration d'un anneau initial sub-apical. Les cellules de la zone apicale sont peu actives par rapport à celles de cet anneau. La surrection des bractées se fait au-dessus d'un élargissement du méristème formant soubassement : c'est le futur segment bractéal. L'organogénèse de chaque bractée se fait au fur et à mesure des initiations comme dans l'appareil végétatif ; le développement atteint est simplement moins important pour une bractée que pour une feuille. Lorsqu'il se forme une fleur terminale, les cellules de la zone axiale apicale deviennent actives et leur fonctionnement permet d'interpréter cette zone comme un véritable méristème d'attente.

— Le méristème terminal des *inflorescences* ♂ montre avant toute initiation l'accumulation d'un matériel cellulaire assez important. Latéralement les initiations se produisent à un rythme plus rapide que l'organo-

génèse qui est tardive et lente. Le méristème terminal présente rarement une zonation nette. Lorsqu'il se forme un bourgeon terminal végétatif à l'extrémité d'une hampe, le méristème terminal est tout à fait semblable à un méristème végétatif : mêmes dimensions, même structure, même mode de fonctionnement, même présence d'une zone apicale inactive. *Faut-il pour autant penser que l'anneau initial ne fonctionne qu'à ce stade et que la formation de l'ensemble de la hampe ♂ est due à un tout autre mécanisme ?*

TROISIEME PARTIE

ÉTUDE DES JEUNES PLANTS
AU COURS DE LA PREMIÈRE ANNÉE

Les plants obtenus par germination présentent souvent la première année une morphologie et une phyllotaxie particulières, différentes de celles qui caractérisent l'espèce. C'est pourquoi il est intéressant de suivre le développement des jeunes plants depuis la graine jusqu'à la fin de la première année.

Nous ferons d'abord l'étude de deux espèces : *Castanea sativa* et *Quercus pubescens* dont le matériel est abondant et d'obtention facile et dont les graines germent bien. Les méristèmes séminaux de chacune de ces deux espèces ont une structure et un mode de fonctionnement tout à fait différents. Nous avons adopté le plan chronologique décrivant d'abord le méristème dans la graine avant la germination, ensuite l'évolution au moment de la sortie de la radicule hors de la graine, puis au moment de la surrection de l'axe épicotylé hors de terre, enfin pendant la constitution du bourgeon terminal du jeune plant.

Le *Quercus cerris* a été étudié à cause de la structure tout à fait particulière du méristème séminal qui est très différent de celui du *Quercus pubescens* et présente quelques analogies avec celui de *Castanea sativa*.

Fagus et *Corylus* ne sont pas décrits dans cette partie. Une étude phyllotaxique des jeunes plants a été faite dans une publication antérieure. L'étude des méristèmes séminaux de ces espèces n'a pu être menée à bon terme à cause des difficultés techniques rencontrées dans l'obtention des coupes.

L'étude des plants dans leurs jeunes stades est facilitée par un matériel abondant et d'accès facile. Afin de préserver les conditions naturelles, nous avons préféré autant que possible prélever les plants dans la forêt. Ceci est possible pour le *Quercus pubescens* dont les jeunes plants sont nombreux ; par contre, dans les forêts de l'Ile de France, il y a peu de plants de *Castanea sativa* : d'une part, les Châtaignes sont comestibles et les habitants ou les animaux des forêts les font disparaître ; d'autre part, dans nos régions, la fructification est peu abondante et la germination se fait mal ; lorsqu'on plante des châtaignes en pleine terre, elles se développent lentement et le nombre de plants obtenus est faible (2 pour 10). Le *Quercus cerris* n'est pas spontané dans la région parisienne et l'exemplaire qui nous a fourni les échantillons pousse dans l'enceinte de la ménagerie du Museum ; dans ces conditions aucun jeune plant ne se développe à la base de l'arbre.

Nous avons fait germer les graines de ces trois dernières espèces et nous avons essayé plusieurs milieux de culture et différentes températures :

Milieux de culture utilisés :

- très pauvre : — coton hydrophile + eau distillée
- pauvre : — vermiculite + eau distillée
- riches : — coton hydrophile + liquide de Knop
- vermiculite + liquide de Knop
- terre légèrement sablonneuse

Températures : 18° et 28° C.

Des germinations en pleine terre ont été également placées à l'extérieur. Chez le *Quercus cerris* et le *Castanea sativa* le milieu a une influence sur le nombre de plants obtenus et sur leur morphologie. La température a essentiellement une répercussion sur la vitesse de la germination ; toutes choses égales d'ailleurs, les plants se forment deux mois plus vite à 28° qu'à 18°. Les variations observées nous ont incité à reproduire les mêmes conditions sur les graines de *Quercus pubescens*, mais cette espèce s'est montrée aussi stable dans les jeunes stades suivant la germination que dans les pousses annuelles, la disposition foliaire est orthotrope-spiralée dès la troisième feuille, quelles que soient les conditions externes de la germination.

CASTANEA SATIVA

I. — ORGANISATION DU MERISTEME SEMINAL AVANT LA GERMINATION

En automne les deux cotylédons entourent un important massif de cellules méristématiques formant une gemmule. Celle-ci d'apparence conique n'a encore individualisé aucune ébauche. Elle présente seulement à son sommet un léger renflement annulaire elliptique entourant une zone centrale aplatie. Sur coupes longitudinales (Pl. XVII, A) on peut observer, à l'aisselle de ce renflement, des cellules petites, riches en RNP, dont le rapport nucléoplasmique est élevé et le noyau très chromatique. Ces cellules possèdent de petites vacuoles et sont dépourvues d'amidon. Elles forment, dans l'espace, un *anneau méristématique* dont la section longitudinale se compose de 3 à 4 couches de 4 à 5 cellules. Au stade étudié on n'y observe pas d'initiation, mais seulement quelques traces de restauration. Dans le plan inter-cotylédonaire une vingtaine de cellules apicales centrales forment le grand diamètre de cet anneau ovale (Pl. XVII, A) ; dans le plan cotylédonaire (Pl. XVII, B) le petit diamètre est constitué par une dizaine de cellules. L'ensemble des *cellules apicales centrales* est peu méristématique : le cytoplasme y est pauvre en RNP ; les gros noyaux sont peu chromatiques, les nucléoles petits et réduits à un par noyau, les vacuoles sont grandes.

Le *procambium* pc se différencie très près de l'anneau méristématique (Pl. XVII, D), le prodesmogène pr est réduit. Les coupes transversales montrent que le procambium forme un anneau en continuité avec l'anneau méristématique par l'intermédiaire de très peu de prodesmogène. La parenchymatisation des cellules de part et d'autre du procambium est bien marquée ; on peut distinguer un parenchyme cortical et un parenchyme médullaire. Ce dernier remonte très haut sous les cellules de la zone apicale inactive et il est difficile de limiter un méristème médullaire.

Répartition de l'amidon.

Les cellules de l'anneau méristématique, du prodesmogène et du procambium ne sont pas chargées d'amidon. Les cellules apicales, bien que n'ayant pas un caractère très méristématique, n'en possèdent pas non plus. Tous les autres territoires sont plus ou moins riches en amidon ; les deux ou trois couches de cellules, bordant intérieurement et extérieurement le

procambium, sont moins riches en amidon que les cellules axiales du parenchyme médullaire (Pl. XVII, C). Ce fait peut permettre de distinguer, de part et d'autre du procambium, des parenchymes adaxiaux et abaxiaux de soubassements foliaires dont la structure est bien définie alors même que la surrection des primordiums correspondants est à peine ébauchée. *Il y a un décalage entre l'initiation des soubassements et l'initiation des primordiums correspondants.* Cette constitution précoce des soubassements contribue au grand volume de la gemmule et ceci indépendamment de la taille déjà considérable de l'anneau méristématique.

L'apex de *Castanea* avant la germination peut ainsi être caractérisé par :

- *ses grandes dimensions* dues à un grand nombre de cellules ;
- la présence d'un *anneau méristématique séminal* de forme elliptique de *grand diamètre* et dont les cellules riches en RNP entourent une *zone apicale centrale* dont les cellules sont pauvres en RNP ;
- *sa structure bien définie*, marquée par une parenchymatisation axiale et latérale entourant un procambium bien différencié ;
- *la constitution des soubassements* des premiers verticilles avant la surrection nette des primordiums correspondants ;
- *l'absence d'ébauches individualisées* (la protubérance elliptique existante est un renflement continu et le procambium formant également un manchon continu).

II. — EVOLUTION DES MERISTEMES APICAUX AU COURS DE LA PREMIERE ANNEE

L'étude qui va suivre a été faite sur du matériel germé sur vermiculite arrosée de liquide de Knop dans une serre à 28°. Nous verrons ensuite l'influence des conditions de germination sur la morphologie définitive des plants.

Au moment de la germination, le méristème séminal n'a pas encore constitué d'ébauches. Brusquement à la sortie de la radicule se produit une *surrection générale de l'apex* due à des divisions profondes de la future moelle et de la future écorce de l'axe épicotylé. La *surrection des primordiums* se fait dans le même temps, d'abord dans le plan intercotylédonaire, puis dans le plan cotylédonaire, parfois dans les deux plans en même temps (c'est ainsi que peuvent s'expliquer les verticilles de quatre formations et les soudures de leurs bases sur une certaine hauteur qui sont observables sur certains plants). C'est la prolifération de cellules de l'anneau méristématique séminal qui produit la surrection des primordiums.

La restauration de l'anneau méristématique à l'aisselle des jeunes primordiums n'est pas très active. Lorsque les premières formations sont au

stade d'ébauche, l'écartement des zones latérales méristématiques est bien plus faible qu'avant la surrection des primordiums correspondants. Cette diminution est brutale.

Par la suite, l'évolution des méristèmes est la même que pour les pousses d'arbre ; le diamètre de l'anneau initial diminue légèrement à la fin du fonctionnement à partir du mois de Juin.

Nous étudierons d'abord la structure du méristème apical au cours de la formation des quatre premières feuilles opposées décussées, successivement dans les plans cotylédonaire et intercotylédonaire ; puis après un aperçu rapide du fonctionnement ultérieur nous envisagerons l'influence des conditions de germination.

A. — FORMATION DES QUATRE PREMIÈRES FEUILLES

L'évolution du méristème séminal se présente sous deux aspects différents dans les deux plans cotylédonaire et intercotylédonaire.

a) *Plan intercotylédonaire.*

Les deux premières feuilles apparaissent dans ce plan. L'écartement des sections de l'anneau méristématique y est important, il peut atteindre $500\ \mu$ (Fig. 47, A). La zone apicale est plate.

La surrection des deux primordiums est due au cloisonnement péricle des cellules des massifs méristématiques latéraux qui sont entièrement utilisés. En effet, l'écartement des deux primordiums P_1 et P_2 est le même que celui des massifs AM (Fig. 47, A, B). A ce stade, l'apex amputé de ses zones les plus méristématiques (AM) apparaît très homogène ; sur une épaisseur de 4 à 5 unités on peut observer une bande de cellules plus méristématiques que les cellules sous-jacentes, mais beaucoup moins que les cellules des jeunes ébauches (Fig. 47, B). Les cellules de l'apex sont vacuolisées ; leurs noyaux et leurs nucléoles sont petits ; les contenus cytoplasmiques et nucléaires sont peu denses. Par contre, les cellules des jeunes ébauches ont des noyaux et des nucléoles volumineux ; les vacuoles y sont réduites.

Le point végétatif prend alors la forme bombée qu'il gardera par la suite.

Au moment de l'élongation de l'axe épicotylé, l'état méristématique des cellules de l'apex augmente et on observe alors une zonation assez nette. L'activité de l'apex est grande en général et l'ensemble des territoires est très chromatique. La structure du point végétatif, à ce stade (Fig. 47, C) est du même type que celle des méristèmes des pousses longues au moment

de l'élongation de leur axe : les initiations se font dans deux zones latérales plus méristématiques que la zone apicale. Le diamètre de l'anneau initial est alors de l'ordre de $100\ \mu$ (Pl. XVIII, A).

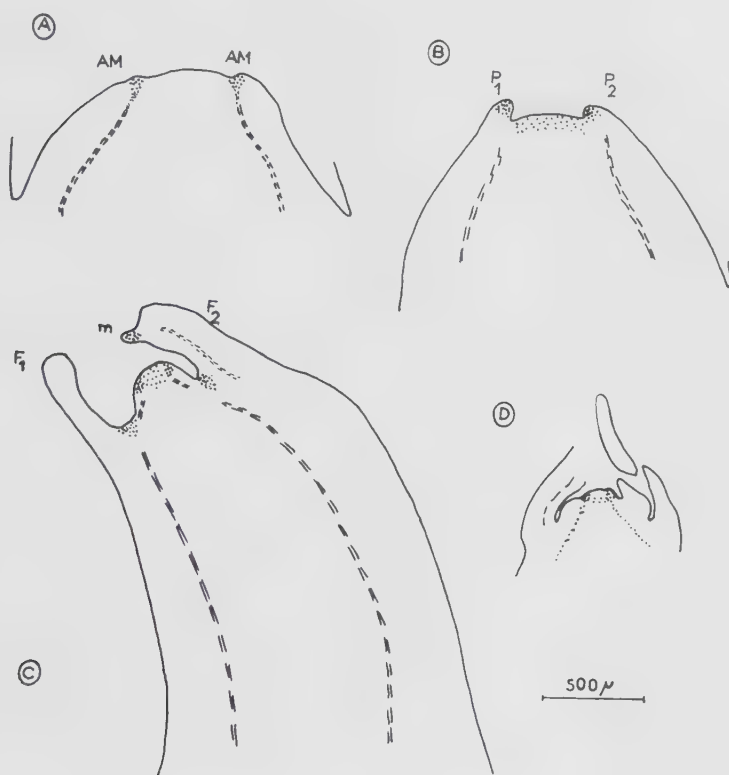


Fig. 47. — Coupes longitudinales de points végétatifs du *Castanea sativa* dans le plan intercotylédonaire, plan axial des 2 premières formations.

(A) Avant sortie de la radicule. AM : anneau méristématique séminal. La localisation des A.R.N. détermine une zonation très nette.

(B) Après la sortie de la radicule, au début de l'élongation de l'axe épicotylé. Les primordiums P_1 et P_2 des 2 premières feuilles primordiales ont utilisé la quasi-totalité des massifs méristématiques AM de la figure (A) ; l'apex est moins riche qu'eux en A.R.N.

(C) Elongation de la radicule, sortie de terre du bourgeon séminal (cf. photo A de la Pl. XVII). m : ébauche foliaire sensu stricto = massif méristématique à l'extrémité de la feuille primordiale bien différenciée (cf. Fig. 50 A). F_1 et F_2 , feuilles primordiales.

(D) Apex de graine ayant germé dans de mauvaises conditions trophiques. Réduction du volume de l'apex et de l'anneau initial (cf. photo B, Pl. XVIII).

b) *Plan cotylédonaire.*

Dans ce plan apparaissent les feuilles 3 et 4. L'écartement des deux sections de l'anneau méristématique y est de l'ordre de $250\ \mu$ (Fig. 48, A). La surrection des primordiums 3 et 4 est provoquée par des cloisonnements périclinales intéressant les couches profondes. Ces primordiums enlèvent une grande partie de l'anneau méristématique, presque sa totalité. La restauration est active, mordant sur la zone apicale qui, large d'une vingtaine de cellules avant la surrection des primordiums, se trouve réduite à moins d'une dizaine assez rapidement. Des cloisonnements anticlines préparent ainsi le matériel de l'anneau initial (ai), des soubassements (s), des futures feuilles et celui des bourgeons axillaires (ba) des ébauches déjà formées (Fig. 48, B, C). Des cloisonnements périclinales peu profonds des 3^e et 4^e couches cellulaires donnent à l'apex une forme bombée et le méristème médullaire le surélève légèrement. Le procambium se forme en profondeur dans la 4^e assise en face des initiations. Le diamètre de l'anneau initial est alors de $100\ \mu$ environ.

B. — FONCTIONNEMENT ULTÉRIEUR DU MÉRISTÈME APICAL

Après la formation des quatre premières feuilles, le fonctionnement des méristèmes est le même que celui des pousses annuelles. Les trois activités : initiation, morphogénèse, allongement, sont parallèles. Comme chez les pousses annuelles, lorsque la production de feuilles est arrêtée, il se constitue un bourgeon terminal caduc dont la chute est plus ou moins rapide. A ce moment l'activité diminue, ainsi que l'importance de l'anneau initial. Toute cette fin d'évolution est absolument identique à celle d'une pousse annuelle d'arbre.

C. — INFLUENCE DES CONDITIONS DE GERMINATION

Les conditions externes influent peu l'évolution que nous venons de décrire. En particulier l'accélération de la vitesse de la germination par la chaleur est sans répercussion sur la structure du méristème apical. Par contre, le milieu de culture a une action assez directe sur la dimension du méristème et son activité. Nous verrons par la suite que cette action est encore plus importante sur la morphogénèse des feuilles primordiales.

Sur milieu pauvre les racines s'allongent ; les méristèmes séminaux entrent en activité ; les initiations se succèdent et lorsque l'axe épicotylé s'allonge, il y a souvent près de huit formations initiées. L'apex à ce stade est petit, très zoné (Pl. XVIII, B). L'anneau initial est réduit en section et

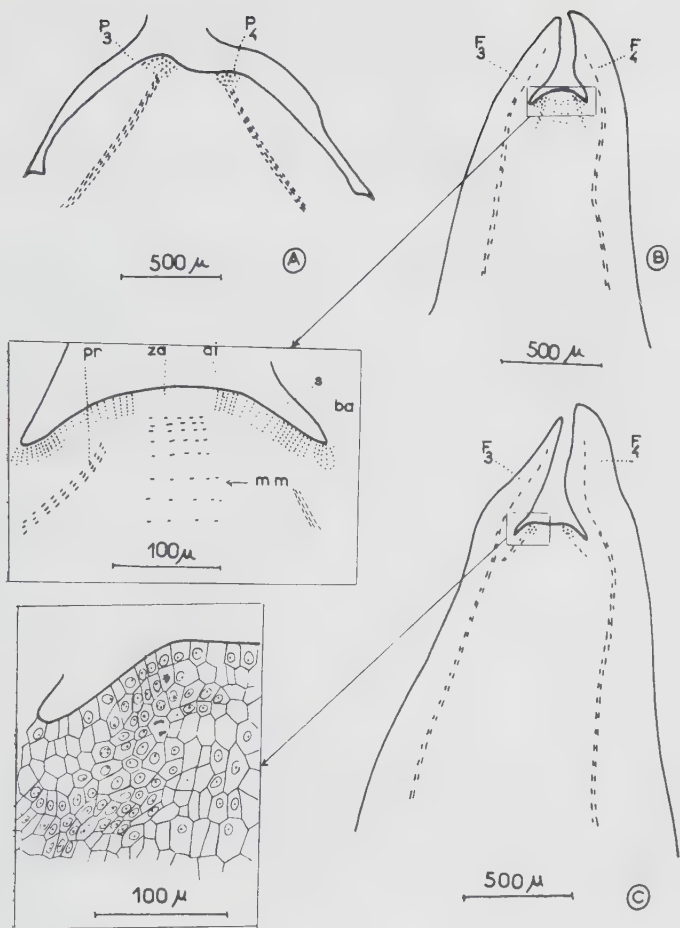


Fig. 48. — Coupes longitudinales dans le plan cotylédonaire de méristèmes séminaux du *Castanea sativa*.

(A) A la sortie de la radicule. Les primordiums P₃ et P₄ des feuilles primordiales forment des protubérances.

(B) Au début de l'allongement de l'axe épicotylé, les feuilles F₃ et F₄ sont à l'état d'ébauches. Les 2 zones latérales méristématiques comportent des territoires de destinées différentes : za = zone apicale ; ai = anneau initial au stade de restauration où se feront les initiations futures ; s = soubassement du futur segment initié ; ba = bourgeon axillaire de l'ébauche déjà formé. Le méristème médullaire (mm) en pleine activité est très étendu en hauteur.

(C) A la sortie du bourgeon séminal au-dessus du sol, on peut voir la morphogénèse latérale d'un soubassement foliaire avant la surrection du primordium correspondant.

en diamètre, la zone apicale est peu méristématique, le méristème médullaire est étroit et mince. C'est absolument l'aspect des méristèmes apicaux des bourgeons terminaux caducs avant leur chute.

III. — MORPHOGENESE DES PREMIERES FEUILLES DES JEUNES PLANTS

Les premières feuilles produites par le méristème séminal ont souvent une forme aberrante ; nous les appellerons « *feuilles primordiales* » suivant le terme classique des auteurs français ; dans les ouvrages allemands ces feuilles sont qualifiées de « *Niederblätter* » (TROLL, 1937). L'existence de feuilles primordiales a été signalée chez les Cupulifères dès 1892 par LUBBOCK dans « On seedling ». A. CAMUS, dans ses monographies détaillées, décrit également les premières feuilles des jeunes plants de Chêne et de Châtaignier.

La forme des feuilles primordiales est souvent liée aux conditions de germination.

A. — FEUILLES PRIMORDIALES DE PLANTS CULTIVÉS SUR VERMICULITE ARROSÉE D'EAU DISTILLÉE

Nous avons déjà vu comment se fait la morphogénèse des feuilles chez le *Castanea*. Pour chaque ensemble feuille-stipules il y a d'abord un seul primordium qui se fragmente en trois ébauches dont le développement ultérieur autonome est différent pour les stipules et pour la feuille ; l'ébauche d'une stipule se parenchymatise rapidement, tandis que l'ébauche foliaire conserve longtemps des méristèmes marginaux et apicaux permettant une croissance prolongée.

Dans le cas des feuilles 1 et 2, la fragmentation du primordium unique feuille-stipules est tout à fait tardive, souvent elle ne se produit pas. On observe alors la formation d'une lame unique de large insertion assez comparable à une écaille basale de bourgeon axillaire (Fig. 49, A et Pl. XIX, A).

Les feuilles 3 et 4 présentent au cours de leur développement une fragmentation de leur primordium, mais l'ébauche foliaire se parenchymatise rapidement ou parfois même se nécrose ; de toutes façons, seules les deux ébauches stipulaires se développent, chaque feuille a la forme de deux lamelles minces (Pl. XIX, B et Fig. 49, C). Les quatre feuilles primordiales ont souvent un soubassement continu et forment par leur base une sorte de gaine autour de l'axe (Pl. XXI, C).

Les feuilles suivantes présentent encore souvent un développement tout à fait restreint de l'ébauche foliaire (Fig. 49, D et Pl. XIX, C).

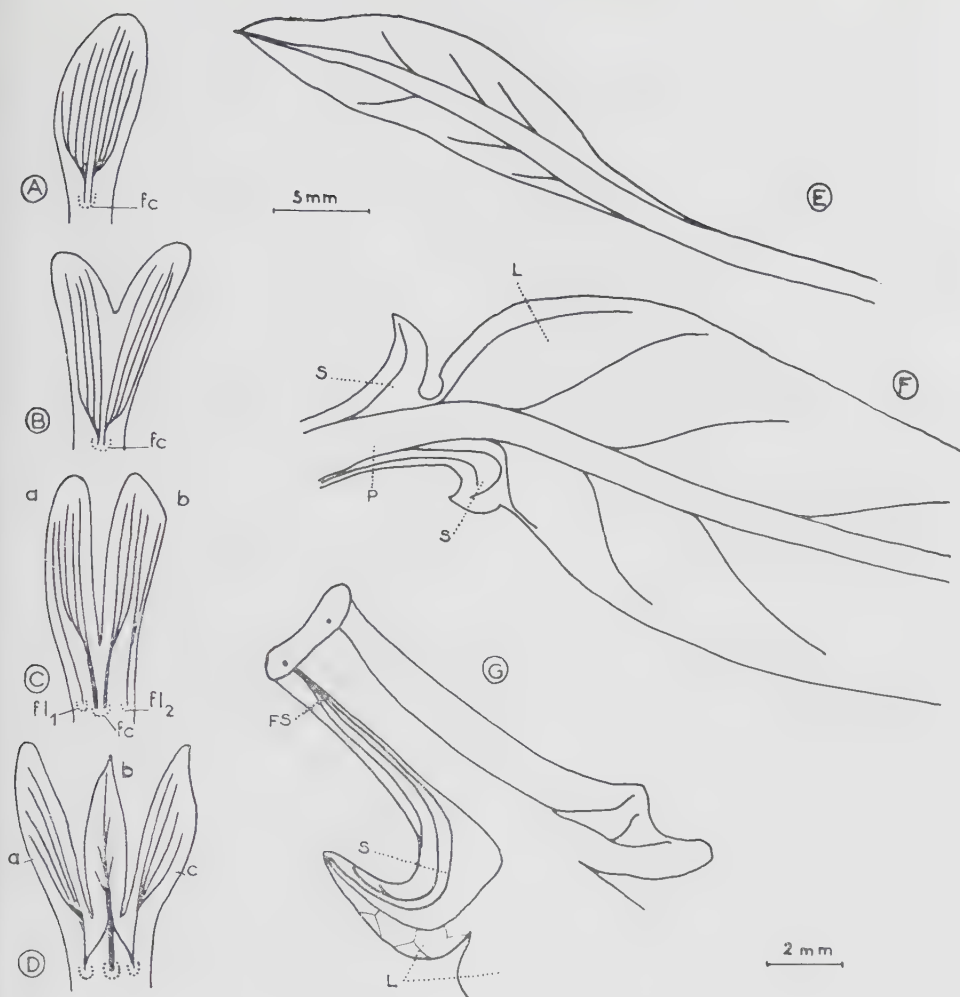


Fig. 49. — Feuilles primordiales du *Castanea sativa* cultivé sur vermiculite :

(A) Lame unique simple (cf. phot. A, Pl. XIX) ; une seule fenêtre centrale *fc* (feuilles 1 et 2). — (B) Lame bifide ; une seule fenêtre *fc* (feuille 3). — (C) 2 lamelles *a*, *b*, réunies un peu au-dessus de leur insertion (cf. phot. B, Pl. XIX) ; 3 fenêtres *fc*, *fl*₁, *fl*₂ (feuille 4). — (D) 3 lamelles *a*, *b*, *c* (cf. phot. C, Pl. XIX) ; 3 fenêtres *fc*, *fl*₁, *fl*₂. La vascularisation est identique à celle d'une feuille et de ses 2 stipules (feuilles 5 et 6).

Feuilles primordiales du *Castanea sativa* cultivé sur terre :

(E) Lame foliacée unique sans stipules (feuilles 1 et 2). — (F et G) Soudure plus ou moins importante des stipules sur toute la longueur du pétiole jusqu'à la base du limbe (feuilles 3 et 4).

Bien que soudés aux éléments de la feuille, les stipules ont jusqu'au niveau de l'insertion, une autonomie vasculaire qui peut être mise en évidence par injection de substances colorantes (fuchsine acide par exemple)

S = stipule ; P = pétiole ; L = limbe ; FS = faisceaux stipulaires.

B. — INFLUENCE DES CONDITIONS DE GERMINATION

Sur milieu très pauvre (coton hydrophile arrosé d'eau).

On observe souvent au centre des primordiums des premières feuilles, des nécroses bien délimitées (Pl. XX). Celles-ci se produisent à des stades plus ou moins jeunes et le développement de l'ensemble du primordium peut alors donner soit une lame entière, soit une lame bifide, soit deux lamelles (Fig. 49, A, B, C).

Le nombre des feuilles primordiales de forme aberrante est alors supérieur à 4. Il n'est pas rare d'en observer 8 sur un plant : 2 sous forme de lame unique, 4 sous forme de 2 lamelles étroites et les feuilles 7 et 8 sont des limbes plus ou moins bien développés. La première feuille bien constituée est alors la neuvième.

Sur milieu nutritif (dans la terre ou sur vermiculite arrosée de liquide de Knop).

Chacune des quatre premières feuilles contenues dans le bourgeon séminal forme au-dessus de son insertion une lame unique assez différenciée portant à son extrémité (Fig. 50, A) ou vers la portion interne (Fig. 50, B) un massif méristématique dont le développement ultérieur fournira un limbe. La croissance de ce limbe est rapide et les feuilles primordiales acquièrent ainsi une dimension proche de celle des feuilles de

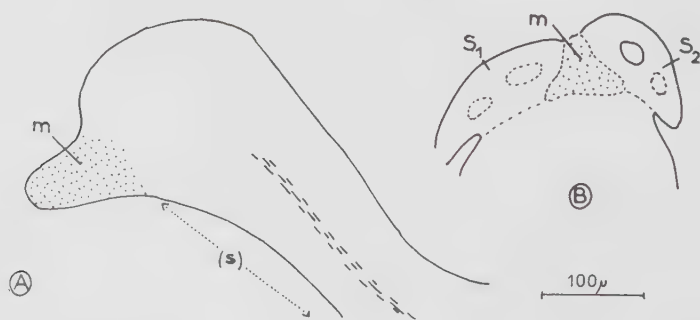


Fig. 50. — Morphogénèse des feuilles primordiales chez le *Castanea sativa* (culture en milieu riche). Massifs méristématiques visibles au milieu d'éléments parenchymatisés.

(A) Coupe longitudinale axiale de feuilles primordiales ; le massif méristématique (m) donnera le limbe foliaire, tandis que la zone (s) correspond à la portion de pétiole soudée aux 2 stipules (cf. Fig. 49, F et G).

(B) Coupe transversale montrant la position médiane et interne de ce massif par rapport aux 2 stipules latérales S_1 et S_2 .

l'espèce ; ce sont alors les premières feuilles fonctionnelles du plant. Les feuilles 1 et 2, parfois également 3 et 4, peuvent présenter des anomalies morphologiques qui sont des soudures plus ou moins importantes des stipules et du pétiole ou du limbe foliaire, soudure d'une stipule ou des deux, occasionnant des torsions de limbe (Fig. 49, F). On observe également parfois la soudure de stipules appartenant à deux feuilles différentes, l'une des feuilles ayant 2 stipules d'un côté, 1 de l'autre, l'autre feuille n'ayant qu'une stipule.

La date de la germination a une répercussion sur le pourcentage de plants obtenus, mais, contrairement à ce qui sera décrit chez le *Quercus pubescens*, elle ne modifie pas de façon sensible le nombre des feuilles primordiales aberrantes. Seul le milieu de culture paraît influencer la morphogénèse des premières feuilles chez le *Castanea* sp.

IV. — PHYLLOTAXIE DES PLANTS DE CHATAIGNIER

La disposition des feuilles n'est pas modifiée par les conditions de la germination, les angles d'insertion sont indépendants de la forme et du développement des feuilles.

A. — CARACTÉRISTIQUES

La figure 51 montre un diagramme obtenu par superposition des formations entourant le méristème terminal d'une germination de Châtaignier faite sur milieu pauvre, à un stade compris entre la sortie de la

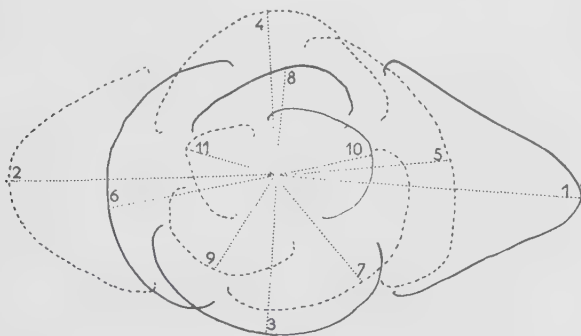


Fig. 51. — Plantule du *Castanea sativa*.

Diagramme obtenu par superposition des coupes transversales au niveau de chaque insertion ; en pointillé, les éléments d'une hélice ; en trait plein, les éléments de l'autre.

radicule et l'élongation de l'axe végétatif. A ce stade, un assez grand nombre de feuilles est initié (de 6 à 8) et la brièveté de l'axe rend plus aisée la détermination des angles de divergence ou celle des écarts angulaires.

a) *Angle de divergence.*

Les superpositions ne sont pas rigoureuses ; les formations 1, 5, 10 d'une part, 2, 4, 6 d'autre part, sont dans deux secteurs opposés décussés par rapport aux cotylédons, tandis que les feuilles 3, 9 et 4, 8 sont dans les secteurs du plan cotylédonaire. La méthode de SCHIMPER, basée sur les superpositions, n'est d'aucun secours pour la détermination des angles de divergence α . La mesure directe de la divergence entre les feuilles successives montre que les variations de α sont particulièrement importantes pour les 4 premières feuilles ; à partir de la feuille 5, les valeurs de l'angle de divergence oscillent autour de 144° , valeur caractéristique de la disposition orthotrope-spiralée 2/5.

On peut ainsi distinguer, à la base et au sommet, 2 types phyllotaxiques différents. Les premières formations ont, dans la plupart des cas, une *disposition opposée-décussée* d'une plus ou moins grande rigueur. On observe généralement 2 verticilles de feuilles $F_1 F_2$ et $F_3 F_4$ opposées décussées. Très souvent, comme dans le cas pris pour exemple, d'une part les insertions ne sont pas au même niveau horizontal, d'autre part l'angle de divergence entre deux formations d'un même verticille est légèrement inférieur à 180° . Ces décalages sont plus ou moins importants ; dans l'ensemble, on peut considérer que la disposition initiale des jeunes plants de *Castanea* est opposée décussée.

L'opposition des feuilles d'un même verticille s'altère peu à peu : l'écart angulaire est de 175° entre 1 et 2, 172° entre 3 et 4, 175° entre 5 et 6, 128° entre 7 et 8, 132° entre 9 et 10. Les verticilles se dissocient également par des décalages verticaux et la *disposition opposée décussée fait place de façon progressive à une disposition spiralée*. Vers le sommet de certains plants il peut même y avoir passage à la *disposition plagiotrope-distique*.

b) *Angle d'insertion.*

Dans l'ensemble des cas étudiés à ce stade, l'angle d'insertion est inférieur à 90° pour les premières formations, puis il augmente brusquement pour les feuilles 3 et 4, où il atteint parfois 170° , puis se stabilise peu à peu autour de 144° (disposition orthotrope-spiralée 2/5) et peut atteindre 180° tout au sommet du plant (disposition plagiotrope-distique).

Au cours du développement de la plantule, les angles d'insertion des 2 premières formations augmentent souvent, tandis que ceux des feuilles primordiales 3 et 4 diminuent. Ceci est explicable par le changement de

forme de l'axe qui dans la graine est très aplati entre les 2 cotylédons et qui s'arrondit au cours des croissances ultérieures.

B. — INTERPRÉTATION PHYLLOTAXIQUE

Dans les dispositions opposées décussées parfaites, le sens d'enroulement des deux hélices foliaires est d'habitude difficile à préciser. Ici, les décalages horizontaux légers permettent un choix sans ambiguïté. On peut constater que le rapprochement des deux feuilles d'un même verticille se fait de la façon suivante : les formations 1 et 2 sont rapprochées par le bord gauche de 1 et le bord droit de 2, de même les formations 3 et 4 sont rapprochées par le bord gauche de 3 et le bord droit de 4, et ainsi de suite. A chaque verticille, les 2 formations laissent libres 2 secteurs d'inégale importance. Les positions respectives de ces secteurs d'un verticille au suivant se déplacent suivant un mode hélicoïdal qui indique le sens d'enroulement des hélices foliaires. On peut ainsi tracer dans l'exemple choisi deux hélices senestres :

$$h_1 : 1 - 3 - 6 - 8 - 10 \quad h_2 : 2 - 4 - 5 - 7 - 9 - 11$$

Le long de ces hélices, les écarts angulaires, dans l'ensemble des cas étudiés, sont en moyenne de 90° à la base, de 72° au sommet. Il est fréquent d'observer, au niveau du passage entre les deux types de disposition foliaire, des oscillations importantes. Ainsi, dans le cas présent, voici quelles sont les valeurs de ces angles :

Feuilles de l'hélice 1	1	—	3	—	6	—	8	—	10
écarts angulaires γ_1			90°		75°		105°		72°
Feuilles de l'hélice 2	2	—	4	—	5	—	7	—	9 — 11
écarts angulaires γ_2			90°		87°		48°		80° 72°

L'ordre d'apparition des feuilles le long des hélices foliaires est perturbé au niveau de 5 où deux formations successives (4 et 5) appartiennent à la même hélice.

Serait-il possible d'interpréter cette formation 5 comme la première production d'une troisième hélice ? C'est ce qui a été observé chez l'*Helianthus annuus* où les segments foliaires de deux hélices sont accolés sur plusieurs verticilles, laissant un secteur libre qui brusquement disparaît lors de la première formation d'une troisième hélice foliaire. Le tracé des hélices serait alors :

$$h_1 : 1 - 3 - 6 - 11 \quad h_2 : 2 - 4 - 8 - 10 \quad h_3 : 5 - 7 - 9$$

Le long de ces trois hélices, les modes de contiguïté, de contacts, de

sens d'enroulement, sont très variables ; de plus, certaines formations d'une hélice chevauchent celles d'une autre hélice, par exemple :

8 de l'hélice h_2 chevauche 6 de l'hélice h_1 et 11 de l'hélice h_1 chevauche 9 de l'hélice h_3 de presque 50° .

L'interprétation par trois hélices foliaires à partir de 5 présente bien plus d'irrégularité que la continuation des deux hélices foliaires, néanmoins la possibilité de trois hélices foliaires n'est pas exclue de façon absolue ; *une fois de plus, le doute subsiste sur l'interprétation phyllotaxique de la disposition orthotrope-spiralée 2/5.*

Cette feuille 5 dont la situation semble particulière et au niveau de laquelle sont observables de légères modifications phyllotaxiques, est la première feuille initiée par un anneau initial dont le fonctionnement plas-tochronique est net. Les quatre feuilles primordiales ont été initiées de façon précoce ; la surrection de leurs primordiums a si largement entamé l'anneau méristématique séminal, que la restauration s'est faite à partir de cellules apicales précédemment inactives, ce qui a eu pour effet la réduction considérable du diamètre de l'anneau. Dans ces conditions, il semble difficile d'interpréter l'anneau méristématique séminal comme un véritable anneau initial.

V. — VARIATIONS PHYLLOTAXIQUES OBSERVEES

Chez le *Castanea*, les variations observées chez les jeunes plants sont assez diverses, elles affectent généralement la disposition opposée-décussée des premières formations.

On peut distinguer les variations du niveau de l'insertion, et celles de la taille de l'insertion.

a) *Variations de la taille des insertions*

La dimension des insertions des premières formations subit parfois de grandes variations qui, souvent observées sur les plantules développées, ne l'ont pas été en coupe transversale du bourgeon séminal. Ce sont :

— soit des *augmentations* : les deux premières formations ont une insertion de 160° chacune ou même davantage ; dans ce cas, on peut penser à des soudures, à un fonctionnement complet de l'anneau séminal en un seul verticille ;

— soit des *diminutions* : les deux premières formations sont au contraire très réduites et les « feuilles primordiales » suivantes forment généralement un verticille de 4, la phyllotaxie supérieure du plant n'étant pas pour autant perturbée.

b) *Variations du niveau des insertions.*

La disposition opposée décussée, qui est rarement parfaite, peut être perturbée :

- soit par des ruptures de verticilles (Pl. XXI, B) ;
- soit, au contraire, par l'insertion au même niveau des deux premiers verticilles (Pl. XXI, A). Il est fréquent alors d'observer la soudure de la base des formations constituant une sorte de gaine autour de l'axe (Pl. XXI, C) ;
- soit par des insertions isolées, souvent en spirale.

Un caractère phyllotaxique est commun à ces variantes : *l'insertion des quatre premières formations dans quatre secteurs sensiblement d'égale importance.*

c) On observe parfois, au-dessus des 2 cotylédons, *un verticille de trois feuilles primordiales* auquel fait suite une disposition éparse orthotrope-spiralée 2/5 (Pl. XXI, D).

La même disposition existe également sur les plants tricotylés et sur les plants bicotylés. Cette observation peut sans doute servir à l'interprétation de la disposition orthotrope-spiralée 2/5 des plantules par trois hélices foliaires.

On peut résumer cette monographie des jeunes plants du *Castanea* de la façon suivante :

La gemmule acquiert dans la châtaigne un grand volume qui est dû en grande partie à la formation des soubassements des quatre premières feuilles ; la surrection des primordiums correspondants se fait ultérieurement tout au début de la germination.

La forme de ces premières feuilles, initiées avant la germination, est caractérisée par un développement plus ou moins réduit du limbe foliaire : dans certains cas, seules les stipules existent ; parfois même une lame unique remplace un ensemble feuille-stipules. La forme de ces « *feuilles primordiales* » est d'autant plus aberrante que la germination se fait sur milieu plus pauvre. Même dans les meilleures conditions trophiques on observe toujours des soudures plus ou moins importantes des stipules avec le pétiole ou la base du limbe.

Les feuilles initiées après la sortie de la radicule ont un développement normal, mais si le milieu est très pauvre, il peut y avoir jusqu'à 8 feuilles dont le limbe est réduit.

La phyllotaxie des jeunes plants est d'abord opposée-décussée au niveau des feuilles primordiales ; elle devient ensuite rapidement orthotrope-

spiralée et parfois plagiotrope-distique tout au sommet. L'angle d'insertion des feuilles est de plus en plus important : 90° pour les feuilles primordiales, 144° , puis 180° pour les feuilles du sommet de la plante. Pendant le même temps, le diamètre de l'anneau initial diminue de façon sensible, passant de $100\ \mu$ à $50\ \mu$ entre la feuille 4 et la dernière feuille initiée dans le bourgeon terminal avant sa chute. La réduction du diamètre de l'anneau méristématique séminal au moment de la surrection des quatre premiers primordiums est si brutale et si importante ($500\ \mu$ à $100\ \mu$ dans le plan intercotylédonaire et $250\ \mu$ à $100\ \mu$ dans le plan cotylédonaire), qu'il ne semble pas possible d'assimiler son fonctionnement à celui d'un anneau initial.

QUERCUS PUBESCENS

I. — ORGANISATION DU MERISTEME SEMINAL AVANT LA GERMINATION

Contrairement à ce qui vient d'être décrit chez le *Castanea sativa*, le méristème contenu dans les glands avant la sortie de la radicule a déjà produit de nombreuses ébauches foliaires (une moyenne de 7). Il y a ainsi dans la graine, bien avant la germination, un véritable bourgeon séminal (1).

De forme bombée, le méristème montre en coupe longitudinale (Pl. XXII, B) une zonation nette mise en évidence par la coloration des ribonucléoprotéines avec la pyronine. Trois zones sont ainsi repérables :

— *Une zone apicale* appelée par certains auteurs le méristème d'attente. Les cellules y sont moins riches en ribonucléoprotéines que dans les autres territoires.

— *Deux zones latérales* très chromatiques qui sont des sections de l'anneau initial. Des cloisonnements périclines y sont visibles dans l'assise sous-épidermique : ce sont des *initiations*. Sur le flanc gauche de la coupe étudiée, des cellules aplaties sont le signe d'une récente *restauration* de l'anneau initial. Le diamètre moyen de cet anneau est de 100 μ .

— *Une zone centrale*, sous-jacente à la zone apicale et appelée méristème médullaire, est limitée vers le bas par une brusque différenciation des cellules.

Dans ce méristème, l'*amidon* ne se trouve que loin de l'apex, dans le parenchyme médullaire et cortical.

Les initiations se poursuivent au rythme d'une ou deux par mois. Plus la germination est tardive, plus le bourgeon comporte d'ébauches. Pour chaque initiation, il se constitue une ébauche centrale et deux ébauches latérales. Ces dernières poursuivent régulièrement leur développement formant deux lames stipulaires ; l'ébauche centrale reste sous la forme d'un petit massif de cellules (une cinquantaine) qui gardent quelque temps leurs caractères méristématiques, puis les perdent, et le développement de cette ébauche centrale est ainsi stoppé de façon précoce. Cette morphogénèse

(1) Très souvent, le terme de gemmule désigne tout ce qui, dans la plantule, n'est pas radicule ou tigelle. Dans le cas présent, il paraît abusif de comparer à une « petite gemme » un bourgeon qui peut comporter jusqu'à une dizaine d'ébauches foliaires.

est comparable à celle des écailles étroites dans les bourgeons des pousses feuillées.

II. — EVOLUTION DU MERISTEME APICAL AU COURS DE LA GERMINATION

La sortie de la radicule correspond à peu près au moment où le méristème séminal présente son maximum d'activité. Cette sortie se produit plus ou moins tôt dans la nature, entre janvier et mars, suivant les climats et les conditions atmosphériques. En serre, on peut l'obtenir dès la fin de novembre ; quel que soit le mode de germination, les faits observés sont les mêmes.

A. — LE MÉRISTÈME APICAL AU MOMENT DE LA SORTIE DE LA RADICULE

La coupe longitudinale d'un tel méristème (Pl. XXIII, A) montre une zonation assez nette due à l'inégale répartition des ribonucléoprotéines.

La *zone apicale*, moins riche que les autres en RNP, présente néanmoins des caractères assez méristématiques ; on peut y remarquer la présence de cloisonnements anticlines et péricleines, qui indiquent une certaine activité.

Sur le flanc droit de la coupe représentée, la *zone latérale* située à l'aiselle du primordium F_n présente des cloisonnements anticlines de l'assise tunicale indiquant une phase de restauration récente de l'anneau initial ; les cellules de l'assise sous-épidermique montrent, de plus, des recloisonnements anticlines correspondant à la phase d'initiation de F_{n+2} .

Sur le flanc gauche de la même coupe, l'élargissement de la base du méristème participe à la formation du *soubassement foliaire* dont la constitution est antérieure à la surrection du primordium F_{n+1} correspondant. Cette surrection est amorcée par un cloisonnement anticline sous-épidermique.

A l'aiselle de ce très jeune primordium, une zone de cellules aplaties montre de récentes divisions anticlines qui restaurent l'anneau initial.

Le *méristème médullaire* (MM) a la forme d'un arc entre les zones latérales ; les tissus médullaires se différencient à une quinzaine de cellules au-dessous de la surface de l'apex, ce qui est le signe d'un allongement actif en cours.

Le chevauchement net des phases de restauration et d'initiation, l'importance de l'allongement et la présence de quelques cloisonnements dans la zone apicale, indiquent une grande activité générale de ce méristème. La *morphogénèse* des nouvelles initiations est active. Les ébauches foliaires et stipulaires ont un développement normal, qui se poursuivra jusqu'à la formation des feuilles et des stipules caractéristiques de l'espèce.

B. — LE MÉRISTÈME APICAL A LA FIN DE L'ÉLONGATION DE L'AXE ÉPICOTYLÉ

Lorsque l'axe épicotylé a sorti de terre le bourgeon séminal, le méristème de ce dernier présente l'aspect de la photographie B (Pl. XXIII). La zonation y est un peu plus marquée que dans le stade précédent. On observe toujours la dissymétrie des deux flancs due à la disposition spiralee. *Sur le flanc droit* de la coupe, l'élargissement horizontal du méristème correspond à l'édification du soubassement d'une feuille F_{n+1} au stade primordium. A son aisselle, une zone méristématique latérale (ZL) aux cellules aplaties correspond à une section de l'anneau initial en phase de restauration. *Sur le flanc gauche*, les 2 assises tunicales nettes montrent également le même tassement cellulaire. (Les mitoses anticlines ne sont pas seulement caractéristiques des restaurations de l'anneau initial; on en observe à la base des soubassements foliaires où elles participent à la croissance en hauteur du segment, et à l'aisselle des ébauches où elles édifient les méristèmes gemmaires.) Le diamètre de l'anneau initial est de 100 μ environ. *La zone apicale* est formée de grosses cellules peu méristématiques. Le *méristème médullaire* est plus mince qu'au stade précédent; la différenciation des cellules sous-jacentes se fait plus rapidement.

Si on compare le fonctionnement du méristème avant et après la sortie de terre du bourgeon séminal, on constate un *ralentissement général des activités* : les 2 phases d'initiation et de restauration ne se chevauchent plus comme dans le cas précédent. Seule la morphogénèse reste active, les cellules des primordiums sont très méristématiques. Ce stade peut être ainsi caractérisé par un ralentissement des rythmes de l'allongement et des initiations.

C. — LE MÉRISTÈME APICAL
AU MOMENT DE LA FORMATION DU BOURGEON TERMINAL

Un mois après la sortie de la radicule, le jeune plant est développé et le méristème apical ralentit son fonctionnement. Les feuilles de la pousse de première année acquièrent leur taille définitive. Il se constitue alors un bourgeon terminal, qui, au printemps suivant, donnera la pousse de la deuxième année.

Le méristème apical redevient bombé, sa zonation est bien marquée (Pl. XXIII, C). La zone apicale (ZA) apparaît nettement plus pauvre en RNP que les zones latérales (ZL) et sous-jacentes (MM). Les tissus médullaires se différencient très haut; par contraste, l'état méristématique des flancs (anneau initial) et de la zone axiale centrale (méristème médullaire) en paraît accentué. Ainsi, la localisation du méristème médullaire est plus facile que dans le point végétatif en pleine activité.

Sur le flanc gauche, l'anneau initial paraît au repos ; sur le flanc droit, des cloisonnements périclinales de l'assise sous-épidermique forment le soulèvement des écailles dont la surrection n'est pas encore ébauchée.

D. — MÉRISTÈME DANS LE BOURGEON TERMINAL

Les méristèmes terminaux chez le *Quercus pubescens* ne subissent plus guère de variations de forme et de taille. La photographie A (Pl. XXIV) représente la coupe longitudinale d'un point végétatif de *Quercus pubescens* au mois d'avril. A cette époque, la jeune pousse est terminée par un très petit bourgeon constitué d'une ou deux paires d'écailles entourant le méristème. Ce dernier est très bombé ; on peut y observer une zone apicale (ZA) très vacuolisée, limitée inférieurement par une bande de cellules plus méristématiques disposées en arc de cercle. Cette bande correspond dans la partie centrale au méristème médullaire (MM) et sur les côtés aux sections de l'anneau initial (ZL), dont le diamètre est toujours de l'ordre de 100 μ . Le fonctionnement très lent de cet anneau produit les nombreuses écailles qui entourent le méristème à l'entrée de l'hiver.

Le méristème médullaire, comme l'anneau initial, est situé très bas. Il est étroit, bien localisé, limité supérieurement et inférieurement par des cellules différenciées.

Les primordiums des écailles n'ont pas un état méristématique poussé, comme dans le cas des primordiums foliaires. Leur différenciation est rapide. L'initiation est continue, l'allongement presque nul, la morphogénèse rapide.

La structure de l'apex ne se modifie pas sensiblement au cours de la formation des écailles ; les initiations continuent sur le rythme assez régulier de deux ou trois paires d'écailles par mois.

CONCLUSIONS

sur l'évolution du méristème apical de *Quercus pubescens*
au cours de la première année

a) Dimensions de l'anneau initial.

Le diamètre moyen de l'anneau initial ne subit pas de variation importante, ni au cours de la première année, ni même ultérieurement dans les pousses annuelles. La photographie B de la planche XXIV représente un méristème axillaire au moment de l'initiation des premières écailles. Le diamètre de l'anneau initial y est sensiblement de la même dimension que celui des apex des pousses terminales en avril (Pl. XXIV, A) ou celui du méristème séminal avant la germination (Pl. XXII, B), soit 100 μ environ.

b) *Forme et structure du méristème.*

La zone apicale subit des variations de forme : bombée dans la graine et au moment de la formation des écailles, elle est au contraire très plate au cours de la germination ; la présence de cloisonnements dans la zone apicale au moment de la sortie de l'axe épicotylé semble indiquer que cette zone peut éventuellement fournir du matériel aux zones latérales ou sous-jacentes. A. LANCE, reconnaissant la possibilité de tels échanges entre les divers territoires, a fait appel à des *zones d'harmonisation de croissance*.

III. — JEUNES PLANTS DE *QUERCUS PUBESCENS*

1°. — Morphologie des feuilles

Comme chez le *Castanea*, à la base du plant, les feuilles ont une forme aberrante. Ces feuilles sont plus ou moins bifides ou ont chacune la forme de deux lamelles réunies au niveau de l'insertion commune ; les dernières formées sont souvent de véritables feuilles encadrées de leurs stipules et dont le limbe a un faible développement ; au sommet du plant, les feuilles initiées au cours de la germination ont un limbe de dimension normale (Fig. 52, A et B).

INFLUENCE DES CONDITIONS DE GERMINATION

Milieu de culture.

Quel que soit le milieu de culture et sa richesse nutritive, les feuilles primordiales de *Quercus pubescens* restent à l'état réduit, leurs limbes ne se développent pas. On peut compter de 6 à 12 feuilles primordiales qui sèchent sans jamais donner de feuilles normales. Les seules feuilles fonctionnelles sont au nombre de 5 et forment une sorte de rosette au sommet du plant, autour d'un petit bourgeon terminal qui commence à former les nombreuses écailles étroites du bourgeon d'hiver.

Date de la germination.

Dans la nature, la germination des glands commence, suivant les saisons et les climats, vers la fin de février. En serre, il est possible de la provoquer dès la récolte. *Plus la germination est précoce, plus le nombre des feuilles primordiales est réduit.* Ce nombre est, à une unité près, celui des ébauches contenues dans le bourgeon séminal avant la germination. Il semble

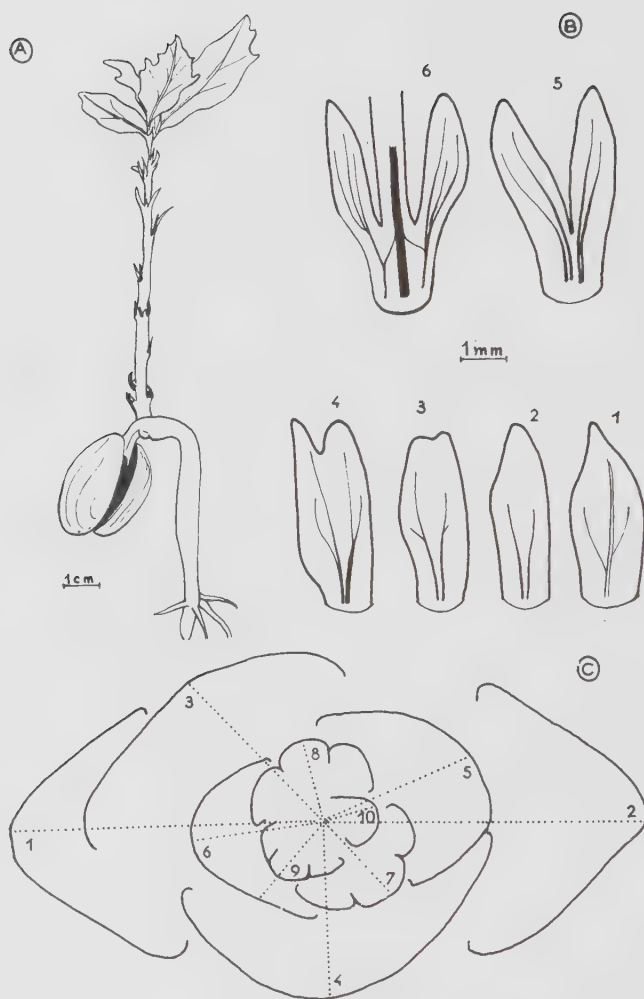


Fig. 52. — (A) Vue externe d'un jeune plant de *Quercus pubescens* cultivé sur terre. Les feuilles primordiales ont une morphologie réduite ; leur phyllotaxie est du même type que celle des feuilles supérieures.

(B) Morphologie et vascularisation des feuilles primordiales dans leur ordre d'apparition 1, 2, 3, 4, 5, 6.

(C) Diagramme obtenu par superposition des coupes transversales au niveau de chaque insertion. La disposition opposée-décussée (cotylédons et feuilles primordiales 1 et 2) est vite rompue dès la feuille 3.

que le développement de l'ébauche foliaire (*sensu stricto*) ne puisse se faire qu'après la sortie de la radicule.

2°. — Phyllotaxie des plants

A. — CARACTÉRISTIQUES

Phyllotaxie des feuilles primordiales (Fig. 52, C).

Insertion. — L'angle d'insertion subit quelques variations ; dans l'ensemble, il est légèrement inférieur à l'angle d'insertion des feuilles de l'espèce ; sa valeur moyenne est de 120° .

Divergence. — Les deux premières feuilles primordiales sont sensiblement opposées et situées dans le plan perpendiculaire au plan cotylédonaire. Elles forment un verticille. Les formations suivantes sont éparses. L'angle de divergence subit des oscillations importantes et ne peut guère servir à caractériser la disposition, tout au moins pour les quatre premières formations. Ensuite, l'angle de divergence paraît se stabiliser aux environs de 140° .

Phyllotaxie générale des plants.

Au niveau des feuilles fonctionnelles, les angles d'insertion et de divergence ont sensiblement la même valeur de 144° qui est caractéristique de la disposition orthotrope-spiralée $2/5$ des pousses d'arbre chez le Chêne.

B. — INTERPRÉTATION PHYLLOTAXIQUE

Les premières formations successives n'ont pas de contacts, ce qui élimine la possibilité d'une seule hélice foliaire.

Les tracés de deux hélices foliaires dextres ou de trois hélices foliaires senestres sont également possibles.

	$hf_1 : 1 - 3 - 5 - 7$	$hf_2 : 2 - 4 - 6 - 8$	
ou	$hf_1 : 1 - 4 - 7$	$hf_2 : 2 - 4 - 8$	$hf_3 : 3 - 6 - 9$

C. — VARIATIONS PHYLLOTAXIQUES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

Chez le *Quercus pubescens*, les variations phyllotaxiques sont de peu d'importance, la disposition des feuilles primordiales sur les jeunes plants est la même que celle décrite dans les bourgeons séminaux.

Les caractéristiques du développement des plants de *Quercus pubescens* sont les suivantes :

La gemmule est en fait un véritable bourgeon séminal composé de 6 à 12 feuilles primordiales dont le limbe reste à l'état de primordium et ne se développe pas davantage. Le point végétatif comprend déjà un anneau initial à fonctionnement plastochronique dont les dimensions demeurent constantes au cours de la formation du plant.

La phyllotaxie n'est opposée-décussée qu'au niveau des deux premières feuilles primordiales. Le passage au type orthotrope-spiralé est rapide, cette dernière disposition persiste durant toute la vie de la plante.

Il semble qu'il faut établir chez le *Quercus pubescens* un rapport entre la stabilité de la phyllotaxie et les dimensions fixes de l'anneau initial. De même, les variations phyllotaxiques observées chez le *Castanea* doivent avoir un rapport avec les fluctuations observées dans les dimensions de l'anneau initial.

Ainsi le *Quercus pubescens* et le *Castanea* présentent des caractères bien nets et si l'un peut être caractérisé par sa stabilité, le deuxième peut l'être par sa plasticité.

Nous allons à présent étudier une espèce du genre *Quercus* dont la gemmule présente des ressemblances avec celle de *Castanea*, mais qui pourtant, dans son développement ultérieur, après la germination, reste très proche du *Quercus pubescens*.

QUERCUS CERRIS

I. — MERISTEME SEMINAL AVANT GERMINATION

Dès la chute des glands, en septembre, la gemmule de *Quercus cerris* est déjà de grande taille : elle est haute de 0,5 à 0,8 mm ; sa base est elliptique (1 mm sur 0,4 mm), aplatie entre les cotylédons. Aucune ébauche n'y est encore nettement individualisée ; à la loupe, on distingue dans le plan cotylédonaire deux petits secteurs dans lesquels sont visibles de très légers bombements (Pl. XXV, A).

Sur des coupes transversales (Fig. 53 à gauche), ces petits secteurs sont bien visibles ; leurs bords sont plats ou légèrement déprimés. Ils occu-

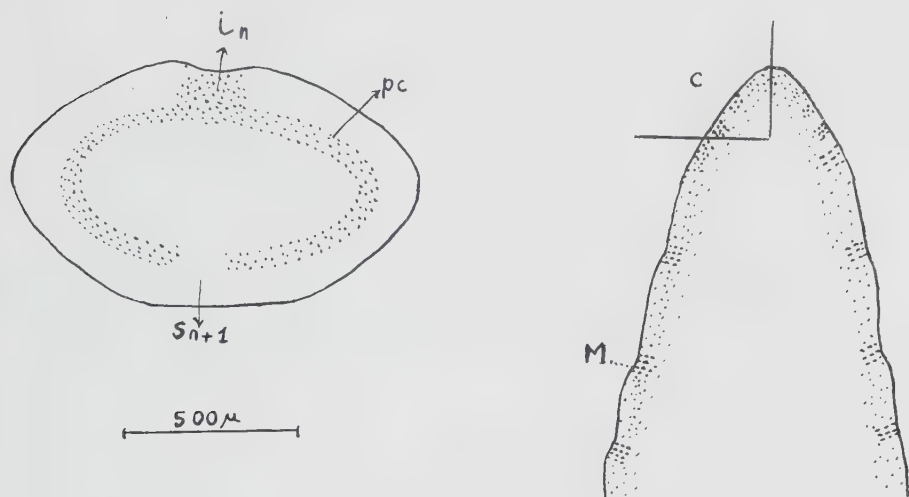


Fig. 53. — *Quercus cerris*.

A gauche, section transversale de gemmule d'une graine bicotylée au niveau du massif méristématique d'une future feuille primordiale. Les 2 arcs préconducteurs (pc) sont interrompus dans 2 petits secteurs opposés dont l'un est occupé par l'initiation l_n de la feuille primordiale d'ordre n et l'autre par le soubassement s_{n+1} de la feuille primordiale d'ordre $n + 1$.

A droite, coupe longitudinale d'une gemmule de graine bicotylée dans le plan des petits secteurs des feuilles primordiales.

M : un des massifs méristématiques latéraux qui produiront les feuilles primordiales ; c : secteur détaillé sur la fig. 54, à gauche.

pent à peu près chacun le $1/10$ de la circonférence de la gemmule. Le prodesmogène et le procambium manquent dans ces deux petits secteurs. On devra ainsi distinguer deux types de coupes longitudinales axiales, les unes passant par ces petits secteurs, les autres par les grands, c'est-à-dire les unes situées dans le plan cotylédonaire, les autres dans le plan intercotylédonaire.

A. — COUPES LONGITUDINALES DANS LE PLAN INTERCOTYLÉDONAIRE

(Pl. XXV, B) passant par les grands secteurs

Dans ce plan, le méristème a la forme d'un dôme surélevé. Sa structure ressemble à celle observée dans la gemmule de *Castanea*. Une dizaine de cellules apicales axiales séparent deux zones latérales plus méristématiques, dans lesquelles on observe parfois des cloisonnements péricleines de l'assise sous-épidermique et des cellules aplaties, signes de récentes divisions anticlines.

Les noyaux des cellules apicales ont sensiblement la même taille que ceux des zones latérales, mais le volume de la cellule étant plus grand dans la région axiale, le rapport nucléoplasmique y est plus faible. Dans le soulèvement de l'apex, on peut distinguer un territoire central médullaire et un territoire périphérique cortical que sépare un procambium. Ce dernier ne se forme qu'à une cinquantaine de μ de la surface apicale. Vers le haut de l'apex, le procambium est en continuité avec du prodesmogène et avec les deux zones latérales. Le méristème médullaire, difficile à délimiter, semble peu actif et de faible épaisseur.

La même structure est observable dans tous les plans longitudinaux ne passant pas par les petits secteurs. Les coupes transversales nous ont déjà montré ce que les coupes longitudinales confirment : il existe deux arcs de procambium et de prodesmogène en continuité avec deux arcs méristématiques latéraux. Dans les grands secteurs, l'édification des soulèvements foliaires se fait bien avant la surrection des primordiums correspondants.

Cette gemmule, comme celle du *Castanea*, est riche en amidon.

Répartition de l'amidon. — Bien que vacuolisées et peu méristématiques, les cellules apicales axiales ne possèdent pas d'amidon. C'est un fait qui a déjà été observé dans les méristèmes du *Castanea*. L'absence d'amidon caractérise les deux assises tunicales, les zones latérales méristématiques, le prodesmogène et le procambium.

B. — COUPES LONGITUDINALES DANS LE PLAN COTYLÉDONAIRE

passant par les petits secteurs,
c'est-à-dire dans le plan des feuilles primordiales (Fig. 53, à droite)

Dans ce plan, la gemmule est aplatie et la coupe axiale montre un méristème haut et pointu. La région apicale (Fig. 54, à gauche) est constituée de grosses cellules dont le cytoplasme est peu dense ; le noyau volumineux et peu chromatique contient un petit nucléole. La présence de cloi-

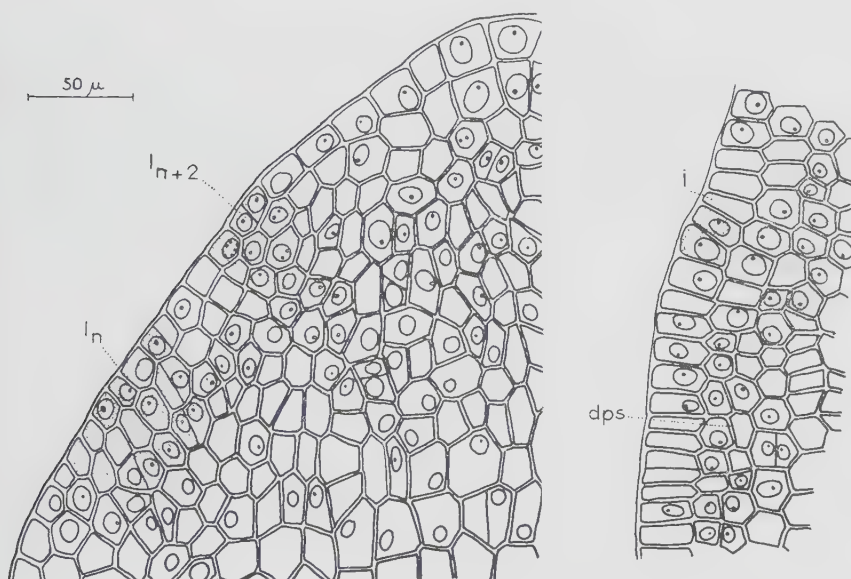


Fig. 54. — *Quercus cerris*.

A gauche : Détail de l'apex de la figure 53 ; 2 îlots méristématiques i_n et i_{n+2} sont visibles, l'îlot i_{n+1} est situé sur la moitié droite de l'apex non représentée sur le dessin.

A droite : Détail d'un très jeune primordium de feuille primordiale ; les divisions périclinales (dps) au-dessous de chaque îlot méristématique i déterminent de légers bombements qui font apparaître en creux chaque îlot.

sonnements longitudinaux dans les cellules centrales sous-jacentes à la zone apicale rend délicate la délimitation d'un méristème médullaire. Comme l'avaient laissé prévoir les coupes transversales, il n'y a pas de formations procambiales dans le plan des petits secteurs ; sur chaque flanc, on voit 4 à 5 massifs de cellules plus chromatiques que l'ensemble de la

gemme. Les massifs situés vers le bas, juste au-dessus des cotylédons, sont un peu plus importants que ceux situés près de l'apex ; ces derniers comportent en section longitudinale 3 ou 4 couches de 4 petites cellules, dont les noyaux très chromatiques contiennent soit un gros nucléole, soit deux petits. L'alignement des cellules épidermiques et sous-épidermiques n'est pas perturbé de façon sensible par la présence de ces cellules plus méristématiques que les autres. Au-dessus du dernier massif de cellules, aucun cloisonnement anticline n'existe qui pourrait indiquer une restauration.

Chacun de ces massifs méristématiques est à l'origine d'une feuille primordiale et de son bourgeon axillaire.

Le développement commence avant la germination, mais avec une extrême lenteur. Les bombements se forment, puis s'accroissent. On peut ainsi observer des cloisonnements péricleins (dps) affectant une dizaine de cellules de l'assise sous-épidermique (Fig. 54, à droite) au-dessous de chaque massif. D'après ce qui est connu du développement ultérieur, cet élargissement horizontal de la gemme sous chaque îlot méristématique servira de soubassement aux feuilles primordiales. Pour l'instant, on ne peut y repérer ni procambium, ni parenchyme adaxial ou abaxial.

II. — FONCTIONNEMENT ULTERIEUR

La dormance du méristème dans le gland se fait au stade décrit plus haut. A la germination, les primordiums des deux premières feuilles vraies surgissent dans le plan intercotylédonaire des grands secteurs, c'est-à-dire en décussation avec les rangées de feuilles primordiales. Au cours de l'évolution ultérieure, on observe la présence d'un anneau initial dont le fonctionnement plastochronique se prolonge durant toute la vie de la plante. On peut voir sur la photographie A, Pl. XXII, la zonation particulièrement nette d'un jeune méristème apical après la surrection des primordiums des premières feuilles vraies.

Il ne semble pas qu'il puisse y avoir avant ce stade de véritable anneau initial, à moins d'imaginer un fonctionnement sectorial différentiel : d'une part la mise en place de petits massifs méristématiques dans les petits secteurs, d'autre part la lente formation des soubassements foliaires des premières feuilles « vraies » dans les grands secteurs. Quelle que soit l'interprétation théorique adoptée, on peut ainsi résumer les faits observés :

— *L'initiation* d'une feuille primordiale, faite latéralement avant la chute de glands, n'est pas immédiatement suivie de morphogénèse. Chaque initium reste à l'état de massif méristématique isolé dont l'évolution est très lente avant la germination ; on y observe d'abord des divisions anticlines, puis quelques divisions péricleins sous-jacentes qui créent sous

chaque îlot méristématique un bombement léger et constituent ainsi des soubassements foliaires dans lesquels il n'y a encore aucune formation procambiale.

— *La surrection du primordium foliaire*, lorsqu'elle se produit, est très tardive ; le procambium se constitue dans le soubassement seulement au moment de la formation de la feuille correspondante, s'il y a lieu.

III. — JEUNES PLANTS DE *QUERCUS CERRIS*

1°. — Morphologie des feuilles

Chez le *Quercus cerris* les feuilles primordiales sont dues au développement des massifs méristématiques isolés, précédemment décrits. La morphogénèse se produit très longtemps après la mise en place de ces îlots, de 5 à 7 mois après, soit le temps qui s'écoule entre la chute des glands et leur germination. La forme et la taille de ces feuilles est variable suivant les milieux de culture.

— Sur *milieu riche*, seules les feuilles primordiales *les plus inférieures* ont une forme aberrante. Les premières sont souvent réduites, chacune à une très petite protubérance qui parfois n'est décelable qu'à la loupe. Les suivantes ont généralement la forme de deux lamelles étroites insérées côte à côte ; leur forme et leur anatomie sont identiques à celles des stipules de l'espèce. A l'aisselle de toutes les feuilles primordiales, on peut observer un petit bourgeon qui est parfois plus développé que la feuille axillante ; à part leur taille réduite, les premières feuilles primordiales ressemblent ainsi beaucoup à celles de *Quercus pubescens*.

Les feuilles primordiales supérieures atteignent sur milieu riche des dimensions et un développement plus important. Il arrive parfois qu'elles soient identiques aux feuilles de l'espèce. Entre la réduction extrême des feuilles de la base et la structure parfaite des feuilles du sommet, tous les intermédiaires sont observables. Dans de bonnes conditions, il peut se développer parfaitement 3 ou 4 feuilles primordiales sur chaque plant (Pl. XXVI, B).

— Sur *milieu pauvre*, le nombre des feuilles primordiales bien constituées est restreint, 3 ou 4 plants sur 30 en portent une ou deux au maximum, les autres feuilles primordiales sont toutes considérablement réduites. Dans tous les cas, le développement des feuilles primordiales est toujours plus poussé vers le sommet du plant qu'à la base.

2°. — Phyllotaxie

A. — DISPOSITION DES FEUILLES PRIMORDIALES

Ces feuilles sont insérées dans deux dépressions plus ou moins accentuées, bien visibles chez la très jeune plantule et sur la gemmule. Ces dépressions sont souvent plus marquées à la base du plant et s'estompent vers le sommet ; elles courent le long de la tige, dans le plan axial des cotylédons.

B. — INSERTION ET DÉLIMITATION DES SEGMENTS

L'insertion des premières feuilles primordiales est étroite, à peine plus large que la fenêtre foliaire correspondante, elle n'atteint pas 20°. L'insertion est plus importante pour les feuilles primordiales bien développées ; *l'angle d'insertion augmente avec le degré de perfectionnement des feuilles*. Le segment des feuilles primordiales est pratiquement invisible sur la tige. Sa largeur serait néanmoins déterminable par la dimension de l'insertion elle-même, à peine plus importante que la fenêtre foliaire. La longueur de ce segment est limitée par la distance verticale entre les formations d'une génératrice. Lorsque les feuilles primordiales sont bien développées, la stèle est déformée d'une insertion à la suivante. Il semble alors qu'il y ait un segment qui soit la continuation des tissus de la feuille primordiale.

Les segments des formations situées sur une même génératrice sont en contiguïté par superposition.

Vascularisation au niveau de l'insertion.

La vascularisation des feuilles primordiales entières (dans le cas où elles sont suffisamment développées) est toujours réduite.

Les petits faisceaux parallèles de la feuille se réunissent au niveau de l'insertion et forment deux faisceaux qui se raccordent à la stèle de chaque côté des éléments conducteurs du bourgeon axillaire ; l'ensemble de la vascularisation de la feuille et du bourgeon pénètre dans la stèle par une seule fenêtre souvent assez large (Pl. XXVI, C). Lorsque la feuille primordiale a un développement semblable à celui des feuilles de l'espèce, la vascularisation est du type de celle représentée sur la fig. 55. Le raccordement des faisceaux foliaires et stipulaires se fait essentiellement par trois fenêtres importantes : une fenêtre médiane (FM) correspondant aux faisceaux pétioulaires dorsaux (fd), deux fenêtres latérales (FL) correspondant aux faisceaux latéraux d'origine pétioulaire et stipulaire. De plus, on observe parfois une autre très petite fenêtre centrale (Fc) servant au rac-

cordement presque horizontal de quelques petits faisceaux ventraux (fv). Ces derniers n'existent que chez les feuilles primordiales de *Quercus cerris*.

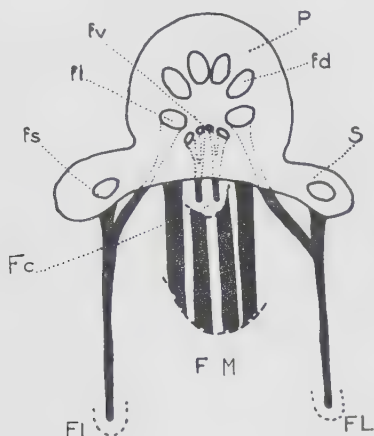


Fig. 55. — *Quercus cerris*. Schéma de la vascularisation d'une feuille primordiale bien développée au niveau de l'insertion.

Une fenêtre centrale importante FM par où se raccordent, sous l'insertion, les faisceaux dorsaux fd; une petite fenêtre centrale Fc par où se raccordent au niveau même de l'insertion les petits faisceaux ventraux fv; 2 fenêtres latérales FL par où se raccordent, très au-dessous de l'insertion, les faisceaux latéraux fl et stipulaires fs.

Remarquer la fusion des éléments pétiolaires et stipulaires au niveau de l'insertion et souvent au-dessus d'elle.

C. — DISPOSITION DES FEUILLES SUPÉRIEURES

Les deux premières feuilles vraies, toujours bien développées, sont en décussation avec les orthostiques des feuilles primordiales. La disposition ultérieure est comparable à celle des feuilles primordiales de *Quercus pubescens*, c'est-à-dire orthotrope-spiralée 2/5. Leur angle d'insertion est de 140° ou davantage et rien ne différencie plus par la suite la disposition des feuilles de *Quercus cerris* et celles de *Quercus robur* ou *pubescens*.

3°. — Variations phyllotaxiques au cours du développement

Comme chez le *Castanea*, les variations au cours du développement sont parfois assez importantes. Chez le *Castanea*, ces variations sont indépendantes de la morphologie des feuilles primordiales; chez le *Quercus cerris*, elles sont souvent liées au développement des premières formations.

Au niveau des feuilles primordiales, les variations phyllotaxiques sont essentiellement de deux types :

- variation de la dimension de l'insertion,
- variation de la position de l'insertion.

A. — DIMENSIONS DE L'INSERTION

Les variations sont liées aux variations morphologiques des feuilles primordiales. Suivant le degré de développement du limbe, la taille de l'insertion varie entre 30° et 100° en moyenne. C'est une des différences essentielles avec les feuilles primordiales du *Castanea* par exemple, où la dimension de l'insertion n'est pas liée à la morphologie de la formation.

Les feuilles primordiales peuvent se développer sur les deux orthostiques (Pl. XXVI, A), mais il arrive également qu'elles se développent davantage sur l'une d'elles (Pl. XXVI, B).

B. — POSITION DES FEUILLES PRIMORDIALES

Les variations consistent soit en décalages verticaux, soit en décalages horizontaux.

Décalages verticaux.

Les feuilles primordiales apparaissent dans la graine, chacune sur une orthostique, insérées deux par deux sensiblement sur la même horizontale (Pl. XXVII, A). Il arrive souvent que ces « verticilles » se dissocient à la germination, les feuilles primordiales semblent alors insérées isolément (Pl. XXVII, B, C).

Ce décalage peut être exagéré et rompre l'alternance des feuilles primordiales de l'une et l'autre orthostiques (Pl. XXVII, D). Ce fait qui ne rencontre aucune difficulté avec la théorie des hélices foliaires, ne peut être expliqué que par une métatopie si l'on considère la théorie de la spirale génératrice. Ce décalage vertical différent sur les deux orthostiques peut être rapproché des développements plus importants des feuilles primordiales sur une orthostique. Ce sont des arguments en faveur de l'indépendance des deux orthostiques et du lien entre les formations de chacune d'elles ; ceci appuie encore l'interprétation phyllotaxique par des hélices foliaires multiples et non par une spirale génératrice unique.

Décalages horizontaux : rupture de la superposition parfaite.

Ils sont peu fréquents ; tantôt dextres, tantôt senestres, ces décalages sont toujours faibles. La contiguïté entre les feuilles primordiales est assu-

rée ; la juxtaposition est remplacée par un chevauchement. Le passage feuilles primordiales - feuilles vraies, n'est alors plus visible par la disposition des feuilles, mais par la taille de l'insertion. Le tracé des hélices foliaires se fait depuis les cotylédons jusqu'aux feuilles par un enroulement léger et continu (Pl. XXVII, E, F). Ces décalages horizontaux, lorsqu'ils existent, se produisent au moment du développement des feuilles.

Les variations morphologiques (développement des feuilles primordiales) et phyllotaxiques (décalages horizontaux et verticaux) se produisent parfois sur le même plant (Pl. XXVII, F).

Ainsi les plants du *Quercus cerris* présentent dans leurs jeunes stades des caractères tout à fait particuliers qui n'existent pas chez les autres Cupulifères étudiées. Au-dessus des cotylédons sont alignées deux rangées de feuilles primordiales dont la forme et le degré de développement sont le plus souvent tout à fait aberrants, réduits. La morphogénèse de ces feuilles se produit tardivement ou pas du tout, mais quand elle se produit, elle peut parfois aboutir à la constitution de feuilles absolument normales. La gemmule est de grande dimension et dans les grands secteurs sa structure est la même que chez le *Castanea*. Après la germination, le fonctionnement méristématique et la phyllotaxie sont identiques à ce qui a été observé chez le *Quercus pubescens*.

CONCLUSION A L'ETUDE DES JEUNES PLANTS

A. — MORPHOLOGIE DES PREMIÈRES FORMATIONS

La morphologie des feuilles primordiales est caractérisée par une plus ou moins grande atrophie du limbe et parfois même des stipules ou la formation en leurs lieu et place de lames uniques.

B. — TYPE D'ORGANOGENÈSE DES FEUILLES PRIMORDIALES

Comparable à celle des feuilles normales, l'initiation des feuilles primordiales est suivie d'une morphogénèse un peu différente, caractérisée essentiellement par un arrêt du développement des primordiums foliaires *sensu stricto*.

C'est ainsi que chez le *Quercus pubescens* la formation des feuilles primordiales est la même que celle des écailles.

Chez le Châtaignier, il y a parfois également des arrêts de développement ou même des nécroses qui occasionnent la formation de lames uniques, mais souvent, si les conditions de germination sont favorables, les feuilles primordiales se développent en feuilles normales ; seule la soudure des stipules au pétiole reste le vestige du développement spécial de ces feuilles.

Différente de celle des feuilles normales, l'initiation des feuilles primordiales du *Quercus cerris* est une simple mise en place latérale d'un massif méristématique avant la formation d'un soubassement.

Le développement de ce massif est tardif et la constitution du soubassement, *ultérieure à l'initiation*, peut expliquer les variations phyllotaxiques horizontales observées.

Malgré son organogénèse différente, la feuille primordiale du *Quercus cerris* peut acquérir une morphologie identique à celle des feuilles adultes de l'espèce.

C. — PHYLLOTAXIE DES PREMIÈRES FORMATIONS

Exception faite de la base de *Quercus cerris*, on observe toujours une disposition initiale opposée décussée par rapport aux cotylédons. Ce type phyllotaxique n'est jamais rencontré sur les rameaux des espèces étudiées.

Chez le Châtaignier, l'insertion des quatre premières formations se fait ainsi dans quatre secteurs de 90° . Chez le *Quercus pubescens*, seules les deux premières formations sont opposées décussées par rapport aux cotylédons ; les décalages horizontaux et verticaux commencent dès la troisième feuille primordiale et s'accroissent, instaurant rapidement la disposition orthotrope-spiralée $2/5$ définitive. Les mêmes décalages se produisent chez le Châtaignier après la quatrième feuille. Chez le *Quercus cerris*, après les premières feuilles opposées décussées par rapport aux cotylédons, la phyllotaxie est identique à celle du *Quercus pubescens*.

Le *Quercus cerris* présente avec ses toutes premières formations un cas particulier. Les feuilles primordiales y sont disposées suivant deux orthostiques dans le plan cotylédonaire. Elles sont souvent réduites, mais peuvent se développer dans certaines conditions ; leur insertion est fort étroite si la feuille est très aberrante, large si la feuille est bien développée.

D. — COMPARAISON DE LA PHYLOTAXIE DES BOURGEONS AXILLAIRES ET SÉMINAUX

Les deux sortes de méristèmes, gemmaires et séminaux, sont situés entre deux éléments, soit les cotylédons, soit l'axe et la feuille. Dans les deux cas, les méristèmes ont au départ une forme aplatie caractéristique.

Les premières formations sont situées dans le plan perpendiculaire au plan cotylédonaire, ou au plan de la feuille axillante, c'est-à-dire dans la plus grande dimension du méristème. Ces deux formations sont insérées à 170° dans le bourgeon axillaire, à 180° dans le bourgeon séminal ; elles sont verticillées, étant dans les deux cas insérées presque au même niveau. Dans les bourgeons axillaires, leurs initiations sont successives mais très rapprochées.

Les deux formations ultérieures sont *opposées décussées* par rapport aux deux premières dans la *plantule* (Fig. 51), tandis que dans le *bourgeon axillaire* elles sont dans un plan qui fait un très petit angle avec le précédent (Fig. 56), suivant une *disposition distique*.

Le passage à la disposition spiralée se fait de façon constante, rapide et insensible dans les plants, par des ruptures de verticilles. Ce passage n'est pas obligatoire dans les bourgeons axillaires, il est souvent tardif (Fig. 56) et il est lié à l'apparition d'une feuille dans le secteur libre de la disposition distique antérieure (cf. Fig. 27 (F_5), première partie).

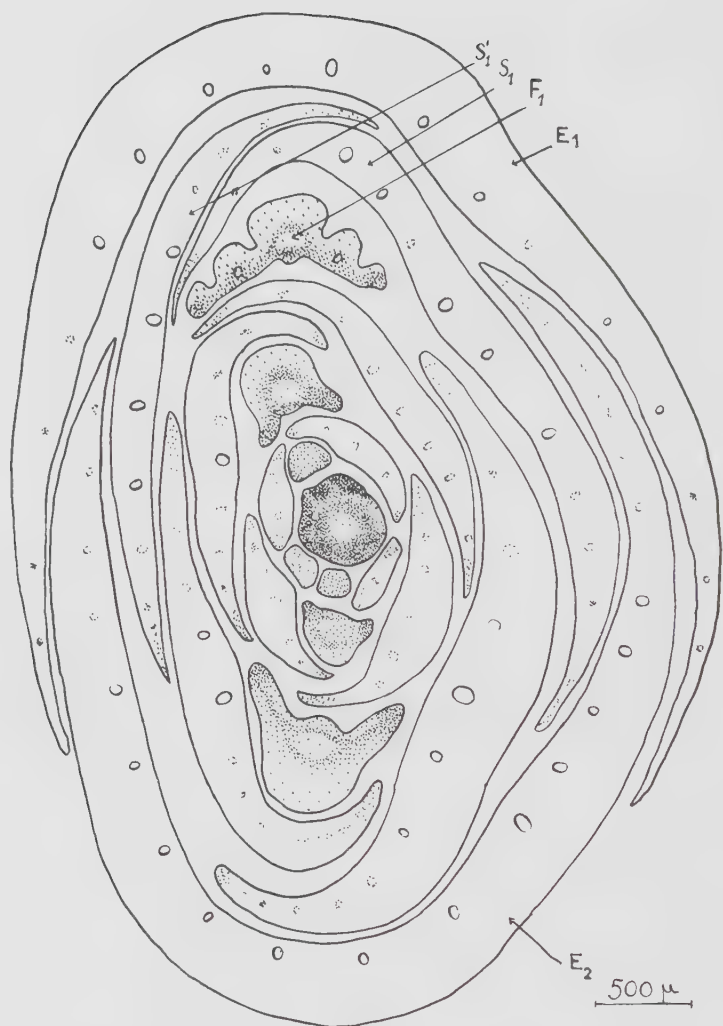


Fig. 56. — Coupe transversale d'un bourgeon axillaire de *Castanea sativa* au niveau d'un primordium. E_1 et E_2 les deux écailles basales. 7 feuilles distinctes ont été initiées. F_1 S_1 S_1' la première feuille et ses stipules.

E. — PLANTS TRICOTYLÉS
(Pl. XXVIII)

La présence de graines tricotylées est fréquente chez les Chênes et le Châtaignier.

a) — Chez le *Quercus pubescens* ou *robur* les graines tricotylées donnent des pousses parfois un peu plus vigoureuses, mais de même phyllotaxie que les plants issus de graines bicotylées. C'est ainsi que la disposition orthotrope-spiralée $2/5$ peut une fois de plus être interprétée par le fonctionnement de deux ou trois centres générateurs.

b) — Chez le *Castanea sativa*, la fréquence des graines tricotylées est plus faible que chez le Chêne. Les plants issus de ces graines ont généralement un premier verticille de 3 feuilles primordiales, auquel fait suite une disposition orthotrope-spiralée $2/5$. Ce type de disposition a été également rencontré sur des plantules bicotylées.

c) — Chez le *Quercus cerris* (Pl. XXV, C, D), la présence de 3 cotylédons est liée à celle de 3 orthostiques de feuilles primordiales insérées souvent à des niveaux différents. Un verticille de 3 feuilles vraies fait suite à ces feuilles primordiales et la disposition orthotrope spiralée $2/5$ s'instaure dès la quatrième vraie feuille.

Ainsi, il apparaît que la présence initiale de trois cotylédons n'a pas de répercussion importante sur la phyllotaxie orthotrope-spiralée des feuilles « vraies » des plants étudiés. Peut-être la disposition orthotrope-spiralée est-elle due au fonctionnement de 2 ou 3 centres générateurs ?

Dans chaque espèce étudiée, les plants présentent dans leurs jeunes stades des particularités individuelles, mais un caractère leur est commun : des perturbations phyllotaxiques et morphologiques sont observées au niveau des premières feuilles primordiales qui sont initiées dans la graine avant la germination. Moins il y a de formations produites par le méristème séminal, moins il y a de feuilles primordiales aberrantes. Dans le méristème contenu dans la graine chez le *Quercus cerris* et chez le *Castanea sativa*, il ne semble pas qu'il y ait un anneau initial au fonctionnement identique à celui existant après la germination et qui constitue les pousses.

CONCLUSION

L'ensemble des travaux exposés, malgré la variété des sujets abordés, garde des rapports étroits avec la Morphologie et essentiellement la Phyllotaxie, discipline basée d'abord sur l'étude externe mais qui ne saurait être profonde sans la connaissance anatomique, histologique et cytologique des éléments constitutifs des rameaux.

I. — **L'étude des dispositions foliaires** sur les rameaux développés a fourni un certain nombre de résultats qu'il est possible de résumer ainsi :

1°) — Les types phyllotaxiques rencontrés chez les Cupulifères observées peuvent être rangés en deux ensembles :

A. — **LES DISPOSITIONS DISTIQUES**, où les feuilles sont insérées sur deux orthostiques opposées, sans former de verticilles ; elles présentent fréquemment, en rapport avec la plagiotropie des rameaux, une prédominance de l'insertion des feuilles sur la face inférieure des pousses. Ce sont alors des dispositions *plagiotrope-distiques*. Toutes les dispositions distiques sont interprétables, sur les divers matériels, par 2 hélices foliaires.

B. — **LES DISPOSITIONS SPIRALÉES** sont plus complexes. En suivant les préceptes de la théorie phyllotaxique classique, j'ai pu distinguer un grand nombre de dispositions spiralées, chacune étant définie par un angle de divergence constant. Un seul rameau pouvant présenter 2, 3 ou 4 de ces dispositions successivement, il semble que la constance de l'angle de divergence ne soit pas un bon critère. Il existe de plus des dispositions pour lesquelles la divergence présente des oscillations importantes d'une feuille à la suivante.

2°) — Face aux difficultés rencontrées par la théorie classique dans l'interprétation de dispositions aussi courantes, la théorie des hélices foliaires multiples de L. PLANTEFOL fournit une explication simple et efficace : le tracé de 2 hélices foliaires est applicable à toutes les dispositions spiralées et à tous les matériels choisis.

Dans deux cas particuliers, *des doutes* subsistent :

— chez le *Hêtre*, la grande dimension de l'insertion rend possible l'interprétation par une seule hélice foliaire ;

— chez le *Chêne* et le *Châtaignier* la disposition orthotrope-spiralée 2/5 est interprétable par 2 ou 3 hélices foliaires et l'étude des anomalies des rameaux ou celle des jeunes plants ne permet pas un choix fondé entre ces deux possibilités.

3°) — L'application des méthodes phyllotaxiques à l'étude des *bourgeons des espèces monopodiales* a montré qu'il y a lieu de grouper par 2 les écailles étroites, pour assurer la continuité d'interprétation entre les feuilles et les écailles d'une année à la suivante.

II. — L'étude ontogénique de la formation des feuilles, des stipules, des écailles, des feuilles primordiales et des bractées d'inflorescences permet d'affirmer les faits suivants dont certains sont en accord avec l'expérimentation.

A. — LA FORMATION D'UNE FEUILLE ET DE SES STIPULES débute par la sur-rection d'un primordium unique qui se résout, au stade ébauche, en *trois parties, une centrale et deux latérales*, dont la morphogénèse est alors autonome.

B. — LES ÉCAILLES LARGES des bourgeons axillaires sont dues au *développement continu* d'un primordium unique. On a pu obtenir, par développement anticipé des bourgeons axillaires, la formation d'une feuille plus ou moins réduite et de ses stipules au lieu et place d'une écaille large.

C. — L'ONTOGÉNÈSE DES BRACTÉES D'INFLORESCENCE chez le *Castanea* est comparable à celle des écailles larges des bourgeons ; les premiers stades des inflorescences androgynes sont très proches des premiers stades des bourgeons axillaires végétatifs.

D. — LES ÉCAILLES ÉTROITES des bourgeons des *Fagus* et *Quercus* sont dues au développement exclusif des deux ébauches latérales, tandis que l'ébauche centrale s'atrophie. Les expériences faites sur le *Fagus* ont montré que cette ébauche pouvait se développer en une feuille. L'ontogénie et l'expérimentation confirment ce que la phyllotaxie faisait pressentir, c'est-à-dire que chez les *deux espèces monopodiales étudiées*, il existe 2 types d'écailles :

— les *écailles étroites*, présentes dans tous les bourgeons axillaires ou terminaux, et qui sont en réalité les stipules de feuilles non développées ;

— les *écailles basales*, larges, présentes par paire, exclusivement à la base des bourgeons axillaires, et qui ont la signification morphologique d'une feuille et de ses stipules. Ce sont les seuls types d'écailles connues chez les espèces sympodiales étudiées. Il semble possible qu'il y ait un rapport entre le type de croissance et la présence ou l'absence d'écailles

étroites. Il serait cependant nécessaire de le préciser par des observations sur d'autres matériels.

E. — LES FEUILLES PRIMORDIALES DES JEUNES PLANTS sont les premières formations du méristème séminal ; leur forme est souvent aberrante et elles sont initiées dans la graine bien avant la sortie de la radicule.

a) Les feuilles primordiales du *Quercus robur* et du *Quercus pubescens* présentent des caractères voisins des écailles larges et étroites des bourgeons ; leur ontogénie est du même type : seules se développent les ébauches latérales (stipulaires). Le parallélisme entre les feuilles primordiales et les écailles est frappant : — les premières feuilles primordiales et les deux écailles basales des bourgeons sont des lames entières ; — les feuilles primordiales suivantes et les écailles étroites sont des lamelles insérées deux par deux. Le début du fonctionnement d'un méristème axillaire ou séminal fournit d'abord des formations uniques, puis des formations doubles.

La morphogénèse des feuilles primordiales ayant lieu dans le gland, la nature du sol sur lequel se fait la germination n'a aucune importance.

b) Chez le *Castanea* sp. et le *Quercus cerris*, par contre, la gemmule atteint un gros volume dans la graine avant la formation des feuilles primordiales. Celles-ci sont initiées avant la germination, mais leur morphogénèse se produit seulement après la sortie de la radicule. Sur milieu pauvre, les feuilles primordiales sont réduites comme celles de *Quercus pubescens* ou même davantage ; sur milieu riche, elles peuvent être aussi développées que les feuilles de l'espèce.

Chez le *Castanea* sp., les quatre premières feuilles sont initiées avant la germination, leurs soubassements sont constitués, mais la surrection des primordiums correspondants se produit avec retard et le stade ébauche n'est pas atteint. On observe ainsi un *décalage entre la constitution des soubassements et la surrection des primordiums*.

Chez le *Quercus cerris*, le même fait est observable dans les deux larges secteurs situés dans le plan intercotylédonaire où les soubassements de deux futures feuilles sont constitués. Dans les deux petits secteurs restant, situés dans le plan cotylédonaire, il y a des massifs méristématiques latéraux isolés et superposés, mais aucun soubassement foliaire n'est encore constitué. Chacun des massifs méristématiques ne produira une feuille primordiale bien développée que si les conditions trophiques sont favorables.

F. — L'ONTOGÉNÈSE DES BRACTÉES D'INFLORESCENCES MALES est en partie comparable à celle des feuilles primordiales du *Quercus cerris*. Dans les deux cas, l'organogénèse des nombreuses productions latérales se fait bien après leur mise en place sous la forme de massifs méristématiques isolés.

L'étude ontogénique jointe à l'étude phyllotaxique fait ressortir l'importance des moments où se font l'initiation et la morphogénèse foliaire en particulier *la mise en place du système conducteur des soubassements foliaires*. Quand la constitution du soubassement est antérieure ou simultanée à la surrection des primordiums correspondants, il s'établit dès les plus jeunes stades des contacts vasculaires qui se maintiennent dans les organes âgés. Par contre, lorsque la mise en place de la vascularisation se produit longtemps après celle des initiums (cas des plantules du *Quercus cerris* ou des inflorescences mâles du *Castanea* sp.) des phénomènes de croissance différentielle peuvent modifier les rapports entre les éléments ; l'étude phyllotaxique des organes développés ne peut plus s'appuyer sur les repères vasculaires et perd ainsi de sa précision et de sa valeur.

Le *type de vascularisation* également est important. La présence de trois faisceaux par élément au niveau du raccordement à la stèle permet de définir la dimension minimale de l'insertion ; par contre, lorsqu'il n'y a qu'un seul faisceau (bractées d'inflorescences mâles), la dimension de l'insertion ne peut être précisée par l'étude vasculaire ; les contacts initiaux entre les divers éléments ne sont plus repérables.

III. — L'étude cytologique des méristèmes végétatifs a été restreinte pour des raisons matérielles à l'appareil végétatif de *Castanea*. Elle a montré trois types d'activités : l'initiation, la morphogénèse et l'allongement, dont les rythmes respectifs modifient de façon parfois importante la forme, la taille et la zonation des points végétatifs ; l'absence de fleur terminale et le mode de fonctionnement incitent à interpréter le méristème d'attente comme une *réserve de cellules*.

Les méristèmes inflorescentiels mâle et femelle de *Castanea* se sont montrés très différents l'un de l'autre :

— *par la chronologie* ; la constitution des méristèmes inflorescentiels androgynes s'ébauche l'année de la floraison, en février ; celle des méristèmes inflorescentiels mâles en juin de l'année précédant la floraison ;

— *par le fonctionnement* ; les fonctionnements de ces méristèmes sont différents, mais celui du méristème androgyne présente des ressemblances avec un fonctionnement de méristème végétatif ;

— *par la destinée* ; les inflorescences mâles peuvent être prolongées par un bourgeon végétatif, tandis que les inflorescences androgynes ont parfois une fleur terminale.

Dans les méristèmes inflorescentiels ♂ le fonctionnement plastochronique ne se produit de façon nette que rarement et de façon tardive, au moment de la constitution d'un bourgeon végétatif ; dans les méristèmes inflorescentiels ♀, le fonctionnement est plastochronique de très bonne heure et devient reproducteur ensuite par l'activité du méristème d'attente.

Ces observations et celles faites sur certains plants (*Quercus cerris*) conduisent aux suggestions suivantes :

— le fonctionnement primordial d'un méristème, avant complète constitution de l'anneau initial, serait d'abord la mise en place latérale d'îlots méristématiques dont l'organogénèse est ultérieure (petits secteurs de *Quercus cerris* et hampes ♂ de *Castanea*) ;

— le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial commencerait ensuite avec ses alternances de repos, d'initiation et de restauration ; c'est le fonctionnement équilibré de la phase végétative ;

— l'épuisement de l'anneau initial et le fonctionnement du méristème d'attente marquerait le début d'une phase reproductrice terminale, irréversible (hampes ♀).

Les hampes ♂ passeraient par les 2 premières phases, les hampes ♀ par les 2 dernières.

Il s'agit évidemment d'une hypothèse, conclusion à des travaux forcément limités, mais peut-être pourrait-elle servir d'idée directrice à des recherches ultérieures, cytologiques et embryologiques, portant sur des matériels variés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERSILLON (G.). — Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. Structure et fonctionnement. *C. R. Acad. Sc.*, 232, 2470-2472, 1951.
- BERSILLON (G.). — Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des dicotylédones herbacées. *Thèse*, Paris, 1955.
- BONNAND (J.). — Le point végétatif de *Nicotiana tabaccum* L. aux diverses phases de son développement. *C. R. Acad. Sc.*, 242, 1209-1212, 1956.
- BOUREAU (E.). — Anatomie végétale, I. 1 vol. *Presses universitaires de France*, Paris, 1954.
- BOUVRAIN (G.). — Recherches ontogéniques sur les Angiospermes dicotylédones. *Thèse*, Paris, 1941.
- BRAUN (A.). — Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen. *Nova Acta ph. med. Acad. Cesar. Leop. Carol. Nat. Curiosorum*, t. XV, 1831, p. 195.
- BRAVAIS (A. et L.). — Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2^e série, 12, 7, 42, 1837.
- BRAVAIS (A. et L.). — Essai sur la disposition générale des feuilles rectisériées. *Ibid.*, 13, 5-14, 65-77, 1839.
- BUGNON (F.), DESCHATRES (R.) et LOISEAU (J. E.). — Recherches sur le fonctionnement dysharmonique des centres générateurs de feuilles dans la pousse de quelques spermaphytes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 101, 117-122, 1954.
- BUVAT (R.). — Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 13, 199-300, 1952.
- BUVAT (R.). — Le méristème apical de la tige. *Année biologique*, 31, 595-656, 1955.
- CAMEFORT (H.). — Anomalies foliaires et variations phyllotaxiques chez les plantules de *Cupressus sempervirens*. *Rev. Gén. Bot.*, 57, 348-372, 1950.
- CAMEFORT (H.). — Evolution de la phyllotaxie et de la taille du point végétatif de *Cupressus macrocarpa* H. pendant les trois premières années de son développement. *C. R. Acad. Sc.*, 236, 847-849, 1953.
- CAMEFORT (H.). — Présence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnospermes. *Ibid.*, 335, 922-924, 1954.
- CAMEFORT (H.). — Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Thèse*, Paris, Masson édit., 1956.
- CAMUS (A.). — Les Châtaigniers, 1 vol. *Lechevalier*, Paris, 1929.
- CAMUS (A.). — Les Chênes, I, 1936-1938.
- CANDOLLE (A. P. de). — Organographie végétale ou description raisonnée des plantes. Paris, 1827.
- CARTON (A.). — Etudes phyllotaxiques de quelques espèces de *Linum*. *Rev. Gén. Bot.*, 55, 138-168, 1948.
- CATESSON (A. M.). — Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif de *Luzula pedemontana* (Joncacée). *Ann. Sc. Nat.*, 14, 253-291, 1953.
- CHAMPAGNAT (P.). — Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, 15, 1-51, 1954.

- CHODAT. — Principes de Botanique. Paris, 1911.
- CHOUARD (P.). — Diversité des mécanismes des dormances, de la vernalisation et du photopériodisme, révélée notamment par l'action de l'acide gibbérélique. *Mémoires Soc. bot. Fr.*, 1956-1957, pp. 51-64.
- CHOUARD (P.). — *Rev. Hort.*, 1958, p. 1792.
- CODACCIONI (M.). — Etude phyllotaxique d'*Evonymus japonicus* Th. *Rev. gén. Bot.*, 61, 740-783, 1954.
- CODACCIONI (M.). — Comparaison des points végétatifs d'*Evonymus japonicus* Th. et *Helianthus annuus* L. et de leurs fonctionnements. *C. R. Acad. Sc.*, 240, 905-907, 1955.
- CODACCIONI (M.). — Etude phyllotaxique d'un lot de 200 plants d'*Helianthus annuus* L. cultivés en serre. *Ibid.*, 241, 1159-1161, 1955.
- CODACCIONI (M.). — Phyllotaxie du Châtaignier, étude des cas normaux. *Ibid.*, 243, 1056-1059, 1956.
- CODACCIONI (M.). — Phyllotaxie du Châtaignier, quelques dispositions anormales. *Ibid.*, 244, 379-382, 1957.
- CODACCIONI (M.). — Point végétatif du Châtaignier, évolution au cours de la première année. *Ibid.*, 245, 2369-2371, 1957.
- CODACCIONI (M.). — Point végétatif du Châtaignier, étude morphologique et anatomique des premières formations des jeunes plants. *Ibid.*, 246, 826-828, 1958.
- CODACCIONI (M.). — Quelques aspects morphologiques de la floraison du Châtaignier. *Ibid.*, 247, 1478-1481, 1958.
- CODACCIONI (M.). — Etude phyllotaxique des jeunes plants de quelques Cupulifères. *Ibid.*, 248, 3202-3204, 1959.
- CODACCIONI (M.). — Etude expérimentale du développement anticipé des bourgeons axillaires de *Fagus silvatica*. *Ibid.*, 250, 2253-2254, 1960.
- CODACCIONI (M.). — Etude morphologique et phyllotaxique des jeunes plants de *Corylus avellana* et de *Fagus silvatica*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 109, 75-85, 1962.
- CROSS (G. L.). — A comparison of shoot apices of the Sequoias. *Amer. Journ. Bot.*, 30, 130-142, 1943.
- CROSS (G. L.). — The shoot apices of *Athrotaxis* and *Taiwania*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 70, 335-348, 1943.
- DELAY (C.). — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cyt. et Cytophysiol. vég.*, IX, 169-222, 1946-1947.
- DESCHATRES (R.). — Note sur les hélices foliaires. *Rev. Sc. Bourbonnais et Centre France, Moulins*, 14-34, 1948.
- DESCHATRES (R.), BUGNON (F.), LOISEAU (J. E.). — Dissociation fonctionnelle entre centres générateurs foliaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 102, 481-487, 1955.
- DUCHARTRE (P.). — Eléments de Botanique. Paris, 1867.
- FOSTER (A. S.). — Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 65, 531-556, 1938.
- GRANDET (J.). — Sur le point végétatif du *Soja hispida* M. *C. R. Acad. Sc.*, 240, 1003-1005, 1955.
- GRÉGOIRE (V.). — La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *La Cellule*, XLVII, 287, 1938.
- HADJ-MUSTAPHA (M.). — Point végétatif et point inflorescentiel chez le *Cleome spinosa* J. *C. R. Acad. Sc.*, 245, 710-712, 1957.
- HADJ-MUSTAPHA (M.). — Phyllotaxie des rameaux plagiotropes chez le *Capparis spinosa* L. *Ibid.*, 246, 304-306, 1958.

- HADJ-MUSTAPHA (M.). — Recherches sur les Capparidacées. Contribution à l'étude de l'inflorescence en grappe. Thèse de doctorat non publiée, 1959.
- HOFMEISTER (W.). — Allgemeine Morphologie der Gewächse. *Handb. der physiologischen Botanik*, t. I, p. 405, Leipzig, 1868.
- KNY (L.). — Ein Versuch zur Blattstellungslehre. *Ber. d. d. bot. Ges.*, XVI, 1898, p. 60.
- KOCH (L.). — Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. *Jahrb. wiss. Bot.*, 25, 380-488.
- LANCE (A.). — Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1^{re} série, 13, 301-339, 1952.
- LANCE (A.). — Sur l'absence d'initiales apicales et la configuration de l'anneau initial chez *Vicia faba* L. *C. R. Acad. Sc.*, 236, 510-512, 1953.
- LANCE (A.). — Répartition de l'acide ribonucléique dans les méristèmes apicaux de deux Composées. *Ibid.*, 239, 138-139, 1954.
- LANCE (A.). — Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Thèse*, Paris, 1957, et *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, 18, 98-421, 1958.
- LANCE (A.) et RONDET (P.). — Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (variété Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence. *C. A. Acad. Sc.*, 245, 712-715, 1957.
- LANCE (A.) et RONDET (P.). — Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (variété sucrière) depuis la phase adulte jusqu'à la fleur terminale. *Ibid.*, 246, 3177-3180, 1958.
- LANCE (A.) et RONDET (P.). — Sur les différents types de rosettes perchées produites par *Beta vulgaris* L. (variété Cérès sucrière). *Ibid.*, 3496-3499, 1958.
- LANCE-NOUGARÈDE (A.) et LOISEAU (J. E.). — Sur la structure et le fonctionnement du méristème végétatif de quelques Angiospermes aquatiques ou semi-aquatiques dépourvus de moelle. *C. R. Acad. Sc.*, 250, 4438-4440, 1960.
- LANGERON (M.). — Précis de microscopie. *Masson* édit., Paris, 1934.
- LISON (L.). — Histochemie et cytologie animale. *Gauthiers-Villars* édit., Paris, 1953.
- LEVACHER (P.). — Sur la phyllotaxie du *Linum usitatissimum* L. *C. R. Acad. Sc.*, 240, 656-658, 1955.
- LOISEAU (J. E.). — Contribution à l'étude phyllotaxique de la capucine (*Tropaeolum majus* L.). *Rev. gén. Bot.*, 57, 478-503, 1950.
- LOISEAU (J. E.) et MESSADI (M.). — Observations sur des phyllotaxies « à angles oscillants ». *Bull. Soc. Bourgogne*, 18, 57-59, 1957.
- LOISEAU (J. E.) et HOTTIN (A. M.). — Sur la phyllotaxie et les anomalies des rameaux végétatifs de l'orme (*Ulmus campestris* L.). *C. R. Acad. Sc.*, 248, 2785-2787, 1959.
- LOUIS (G.). — L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des dicotylédones et des gymnospermes. (*La Cellule*, 44, 85-112, 1935.)
- LUBBOCK. — On seedling, II, p. 531, 1892.
- MAJUMDAR. — The organization of the shoot in *Heracleum*, in the light of development. *Ann. Bot.*, N. S., 6, 49-81, 1942.
- MARTINS (Ch.) et BRAVAIS (A.). — Résumé des travaux de SCHIMPER et BRAUN sur la disposition spirale des organes appendiculaires. *Ann. Sc. Nat.*, 161-183, 1837.

- PHELOUZAT (R.). — Le méristème apical d'*Agrimonia eupatoria* L. dans l'ontogénie de la pousse feuillée et de l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc.*, 245, 2525-2528, 1957.
- PHILIPSON (W. R.). — The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev.*, 24, 21-50, 1949.
- PICARD (C.). — Remarques sur l'action de l'acide gibérellique sur *Oenothera biennis* L. *C. R. Acad. Sc.*, 247, 2184-2187, 1958.
- PLANTEFOL (L.). — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle : théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat.*, 7, 153-229, 1946 ; 8, 1-71, 1947 ; et 1 vol. Masson édit., Paris, 1948.
- PLANTEFOL (L.). — Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les dicotylédones. La notion d'anneau initial. *Rev. gén. Bot.*, 54, 49-81, 1947.
- PLANTEFOL (L.). — La phyllotaxie. *Année biologique*, 26, 447-463, 1950.
- PLANTEFOL (L.). — Hélices foliaires, anneau initial et centres générateurs des feuilles. *Studies in plant physiology, Praha*, 135-155, 1958.
- PLANTEFOL (L.) et PRÉVOST (A. M.). — Bourgeon et bouton dans les langages scientifique et technique depuis le début du XIX^e siècle. *C. R. Acad. Sc.*, 254, 592-597, 1962.
- POPHAM (R. A.). — Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. *Ohio Journ. Sci.*, 51, 249-270, 1951.
- PRIESTLEY (J. H.). — The meristematic tissue of plants. *Biol. Rev.*, 3, 1-20, 1928.
- SACHS (J.). — Traité de botanique traduit par VAN THIEGHEM sur la troisième édition. Paris, 1874.
- SACHS (J.). — Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. *Arbeiten des botan. Inst. in Würzburg*, II, 5, 227, 1882.
- SCHMIDT (A.). — Histologische Studien an Phanerogamen Vegetations-punkten. *Bot. Arch.*, 8, 345-404, 1924.
- SNOW (M. et R.). — Experiments on phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 225, pp. 76 et 79, 1935.
- TROLL (W.). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I. Band : Vegetationsorgane. Berlin, 1937.
- TROLL (W.) et WEBER (H.). — Fortschritte der Botanik. Mayence, 1958.
- VESCOVI (P.). — Evolution du point végétatif du *Lathyrus aphaca* L. au cours d'un plastochrone. *C. R. Acad. Sc.*, 247, 498-501, 1958.
- VESCOVI (P.). — Phyllotaxie du *Sarothamnus scoparius* K. *Ibid.*, 248, 2625-2627, 1959.
- VESCOVI (P.). — Passage de deux à trois hélices foliaires chez le *Sarothamnus scoparius* K. *Ibid.*, 252, 160-162, 1961.
- WEISSE (A.). — Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, XVII, 1899, p. 343.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

(A) Photo. d'un rejet de *Châtaignier* dont le type phyllotaxique est plagiotrope-distique. L'orientation du bourgeon terminal est indiquée par une flèche, le bourgeon étant caché entre les 2 jeunes feuilles parallèles à cette flèche.

(B) Photo. d'un rejet de *Châtaignier* dont le type phyllotaxique est plagiotrope-distique à la base et orthotrope-spiralé au sommet. Remarquer l'apparition d'une feuille 9 (marquée d'une flèche) dans le secteur de l'intersegment à la face supérieure du rameau.

(C) Photo. d'un rejet de *Corylus* à disposition plagiotrope-distique. Remarquer la direction subverticale du rejet et la courbure du sommet au niveau du bourgeon terminal.

(D) Photo. d'un rejet de *Châtaignier* montrant la présence indiquée par des flèches, de quatre groupes de feuilles jumelles, disposées suivant une hélice dextre. Remarquer le développement simultané des bourgeons axillaires à la base du rejet.

La flèche P indique la direction de la pesanteur.

PLANCHE II

A. — Photo. d'une coupe longitudinale de bourgeon de *Castanea sativa* à disposition plagiotrope-distique fixé en décembre ; stade (a) (Test de Brachet montrant la répartition des A.R.N.).

B. — Coupe longitudinale du méristème terminal d'un bourgeon de *Castanea* au moment du débourrage, fixation le 17 avril (Stade b). Remarquer la sidérophilie de certaines cellules apicales et le grand nombre de cloisonnements horizontaux participant à l'allongement. Sur le flanc droit, primordium net ; sur le gauche, bord d'un initium.

MM = méristème médullaire ; ZA = zone apicale ; ZL = zone latérale ; Pri = primordium foliaire ; i = initium.

PLANCHE III

A. — (Stade c, rejet) : Photographie du méristème terminal d'un rejet de *Castanea sativa*, fixé le 20 juin, au Helly, post-chromisé et coloré à l'hématoxyline.

B. — (Stade g) : Photographie du méristème terminal contenu dans un bourgeon caduc peu de temps avant la chute de ce dernier. (Helly non postchromisé.) Cf. Fig. 37.

Les photographies A et B sont à la même échelle.

ZA = zone apicale ; ZLi = zone latérale au stade d'initiation ; ZLr = zone latérale au stade de restauration ; pri = primordium foliaire.

PLANCHE IV

Méristème terminal de *Castanea sativa*

(Stade c, jeune plant) : Photographies de deux coupes longitudinales de méristèmes de jeunes plants, fixés en avril (fig. A : test de Brachet ; fig. B : Navachine-hématoxyline). Remarquer l'étroitesse de la zone inactive apicale.

PLANCHE V

Fonctionnement du méristème terminal (*Castanea sativa*)

(Stade (d) : croissance lente, formation d'un bourgeon terminal caduc) : Coupes longitudinales de méristèmes terminaux de jeunes pousses d'arbre dont la fixation a été faite en mai (fig. A : test de Brachet ; remarquer la faible teneur générale en A.R.N. ; fig. B : Regaud-hématoxyline).

MM = méristème médullaire ; ZA = zone apicale ; Pri = primordium foliaire ; ZL = zones latérales.

PLANCHE VI

Méristème terminal de *Castanea sativa*

(A) — (Stade e : fonctionnement très ralenti). — Coupe longitudinale d'un bourgeon terminal caduc fixé en juin (Navachine-hématoxyline). Remarquer la taille de la zone apicale inactive et la zonation nette. Le méristème médullaire reste actif.

(B) — (Stade f). — Coupe longitudinale d'un bourgeon terminal caduc fixé en juin. Test de Brachet. Remarquer l'étroitesse de la zone apicale qui est envahie par les zones latérales, ce qui diminue le diamètre de l'anneau initial.

MM : méristème médullaire ; ZA : zone apicale ; ZL : zone latérale ; E : dernière ébauche formée.

PLANCHE VII

Méristème terminal de *Castanea sativa*

(A) — Stade (a). — Apex des bourgeons d'hiver.

(B) — Stade (b). — Apex au moment du débourrage.

(C) — Stade (c). — Apex des pousses longues de plantules.

(D) — Stade (d). — Apex à la formation du bourgeon terminal caduc.

(E) — Stade (e). — Ralentissement du fonctionnement.

(F) — Stade (f). — Fin de fonctionnement.

za = zone apicale ; zl = zone latérale ; pri = primordium foliaire ; mm = méristème médullaire ; pr = procambium ; c = parenchyme cortical ; s = sous-bassement foliaire.

Les photographies sont à la même échelle.

PLANCHE VIII

Destinées du méristème terminal de *Castanea sativa*. Expérimentation

Section de bourgeons subterminaux lorsque le méristème terminal est au stade (d).

(A) Reprise de l'activité méristématique principalement dans la zone apicale. Apex prélevé 8 jours après l'opération.

(B) Bourgeon prélevé un mois après opération, le stade observé est comparable au stade (d). Le méristème médullaire est mince (Test de Brachet).

Mêmes abréviations que Planche VI.

PLANCHE IX

(A) Coupe transversale d'un bourgeon de *Castanea* avant débouillage à 10 μ du scalp de l'apex et du primordium. F_n très jeune primordium. F_{n-1} ébauche : trois éléments : feuilles *sensu stricto* et stipules S_{n-1} ; parenchymatisation centrale de la feuille et parenchymatisations latérales dans les stipules. F_{n-2} , F_{n-3} , F_{n-4} , divers aspects de la morphogénèse d'une feuille et de ses stipules S_{n-3} , S_{n-4} .

(B) Coupe transversale à 10 μ au-dessous du sommet du primordium F_n d'un bourgeon terminal caduc de *Castanea*.

(C) Coupe transversale à 10 μ au-dessous du sommet du primordium F_n d'un bourgeon terminal de rejet de *Castanea sativa*. Un initium I_{n+1} est visible en continuité avec l'ébauche F_{n-1} .

(D) Coupe du même bourgeon à 5 μ du scalp du méristème, montrant que le primordium F_n ne fait pas saillie au-dessus de l'apex.

Comparer l'angle d'insertion du primordium F_n de la photo. (B) avec celui du primordium F_n de la photo. (C).

Les photographies sont à la même échelle.

PLANCHE X

A. — Coupe longitudinale dans le plan des deux écailles E_1 et E_2 (Stade 3) d'un bourgeon axillaire de *Castanea* fixé en juin (Regaud-Hématoxyline). Remarquer les insertions successives de E_1 et E_2 . L'ensemble du méristème est assez vacuolisé (cf. Stade 4, fig. 41) ; ses activités d'initiation, d'allongement et de morphogénèse subissent un temps d'extrême ralentissement.

B. — Coupe longitudinale d'un bourgeon axillaire de rejet (*Castanea sativa*). La zone apicale est active. La délimitation d'un anneau initial est peu nette. Tout le méristème est actif.

PLANCHE XI

(A) Photographie d'une très jeune inflorescence mâle située dans un bourgeon d'hiver.

(B) Inflorescence mâle développée à l'aisselle d'une feuille au printemps.

(C) Extrémité de pousse feuillée portant des inflorescences androgynes au printemps.

(D) Chaton de *Castanea japonica* dont les fleurs de toutes les cymes se sont transformées en fruits. Noter de plus la présence de 7 châtaignes dans une même bogue (6 sont très visibles sur la photographie).

PLANCHE XII

Comparaison de 2 méristèmes gemmaires de même âge, l'un inflorescentiel (A), l'autre végétatif (B) (*Castanea sativa*).

Coupes faites dans le plan perpendiculaire au plan de la feuille axillante, c'est-à-dire dans le plan des premières formations des méristèmes gemmaires (Navachine-Hématoxyline ; juin).

ZA : zone apicale ; ZL : zone latérale ; E_1 et E_2 : les deux écailles basales.

PLANCHE XIII

Divers aspects du méristème d'une inflorescence mâle du *Castanea sativa*

(A) Coupe longitudinale d'une très jeune inflorescence mâle en octobre, plan de la feuille axillante (Navachine-hématoxyline).

(B et C) Coupes longitudinales en septembre, ralentissement de l'allongement terminal (Navachine-hématoxyline). Remarquer en (B) la légère zonation du manchon méristématique ; en (C), elle est très nette (même plan de coupe).

(D, E, F) Extrémités d'inflorescences mâles en mai. On peut voir sur la photo. (E) les dernières cymes axillaires mâles (c) et une production gemmaire végétative. (E) et (D) sont des grossissements du méristème terminal de la même inflorescence. Remarquer la faible chromatocité de la zone apicale et l'importance du méristème médullaire.

PLANCHE XIV

Méristème inflorescentiel (androgyné) du *Castanea sativa*

(A) Coupe longitudinale de jeune inflorescence, dans le plan de la feuille axillante (fixation en février, Navachine-hématoxyline).

(B) Même type de coupe, après fixation en mars. Remarquer l'organogénèse latérale rapide. On voit 9 bractées. Les fenêtres de raccordement des faisceaux bractéaux sont très visibles. La zonation du méristème terminal est nette. La zone apicale (ZA) est peu chromatique ; les zones latérales (ZL) méristématiques sont très hautes ; le méristème médullaire est important.

(C) Grossissement photographique du méristème terminal de B.

(D) Le méristème inflorescentiel a été fixé en avril, juste avant le débouillage des bourgeons. Noter l'atténuation de la zonation.

(E) Coupe d'un échantillon au moment de l'élongation des hampes.

Remarquer dans (D) et (E) l'organogénèse latérale progressive, la formation d'un soubassement bractéal (sb) avant la surrection du primordium bractéal (pb), et le développement de la bractée plus rapide que celui de sa formation gemmaire.

(F) Coupe transversale au niveau de l'insertion de la bractée 2 (B_2). La déformation de la stèle correspondant aux fenêtres latérales de la bractée 3 (B_3) est encore visible.

b = bractée ; mg = massif méristématique qui constituera la cyme axillaire de la future bractée pb actuellement au stade primordium.

PLANCHE XV

Destinées des apex inflorescentiels du *Castanea sativa*

(A et B) Inflorescence androgyné ayant une fleur terminale (fl).

(C) Tête d'inflorescence mâle ayant produit une cinquantaine de cymes (fixation en mai). Les zones latérales (ZL) sont actives, en phase de restauration par des mitoses anticlines. Comparer à la photo. A, Pl. VI, du méristème terminal de *Castanea* au stade (e), correspondant au début de la constitution d'un bourgeon terminal caduc.

PLANCHE XVI

Têtes d'inflorescences mâles du *Castanea sativa*

(A) Extrémité de chaton mâle où s'observe le fonctionnement continu inflorescentiel, les cymes axillaires sont de plus en plus réduites, elles sont toutes avortées.

(B) Constitution d'un bourgeon végétatif avec feuilles f et stipules, au-dessus de bractées et d'une formation axillaire végétative.

(C) Constitution d'un bourgeon, formé de grandes bractées, immédiatement au-dessus de cymes axillaires mâles bien constituées.

PLANCHE XVII

Méristème séminal chez le *Castanea sativa* avant germination

(A) Coupe longitudinale de gemmule faite dans le plan inter-cotylédonaire (test de Brachet).

(B) Coupe longitudinale de gemmule faite dans le plan cotylédonaire (Nava-chine-hématoxyline).

(C) Coupe dans le plan cotylédonaire au début de la germination; coloration au lugol montrant la répartition de l'amidon. Remarquer autour du procambium la moindre teneur des cellules en amidon.

A, B, C sont à la même échelle.

(D) Coupe longitudinale dans le plan cotylédonaire montrant la continuité du procambium (pc) et de l'anneau initial (ai) par très peu de prodesmogène (pr).

PLANCHE XVIII

(A) Coupe longitudinale d'un méristème séminal du *Castanea sativa* dans le plan des 2 premières feuilles primordiales, au moment de la sortie du bourgeon terminal au-dessus du sol (cf. fig. 76 C). (Helly sans post-chromisation-hématoxyline.)

ZA : zone apicale. b_1 et b_2 : bourgeons axillaires des 2 premières feuilles primordiales. Remarquer en b_1 la forme en corbeille (« shell-zone »), à gauche l'élargissement du massif gemmaire avant sa surrection. L'ensemble de l'apex est méristématique, particulièrement les 2 zones latérales ZL distantes de 100 μ environ.

(B) Coupe longitudinale du méristème d'une plantule ayant germé sur milieu pauvre (coton hydrophile, eau distillée). (Bouin-hématoxyline.) Remarquer la réduction générale de l'apex et le faible écartement des 2 zones latérales (50 μ), après que le méristème ait produit 7 initiations.

Les photographies A et B sont à la même échelle.

PLANCHE XIX

Feuilles primordiales du *Castanea sativa* (culture sur vermiculite)

(A) Une lame unique.

(B) Deux lamelles étroites a, b.

(C) Trois lamelles étroites a, b, c.

PLANCHE XX

Morphogénèse des feuilles primordiales chez le *Castanea sativa*
(culture en milieu pauvre)

(A) Coupe longitudinale de la gemmule, parallèle au plan axial cotylédonaire et passant par le primordium d'une des 2 premières feuilles primordiales au moment de la sortie de la radicule. Remarquer des cellules nécrosées au milieu de cellules bien vivantes (Navachine-hématoxyline). C, C, Cotylédons.

(B) Coupe transversale de la gemmule, à un stade ultérieur, montrant la section des premières feuilles primordiales soudées un peu au-dessus de leur insertion. Remarquer la nécrose bien localisée, visible à la face interne.

(C) Coupe longitudinale de la gemmule, parallèle au plan cotylédonaire, à la sortie de la radicule, au niveau de la 3^e feuille primordiale. Remarquer la nécrose qui a atteint un stade très jeune, antérieur à toute protubérance. C, C, Cotylédons.

(D) Coupe longitudinale d'une jeune feuille primordiale bifide montrant la nécrose très nette à la base des 2 futurs lobes.

Les croquis au trait schématisent les sections transversales de la gemmule encadrée des deux cotylédons. L'un porte en pointillé la trace du plan de la coupe (A), l'autre celui de la coupe (C).

PLANCHE XXI

Variations phyllotaxiques au niveau des premières feuilles primordiales
chez le *Castanea sativa*

(A) Insertion des 4 premières feuilles primordiales 1, 2, 3, 4 au même niveau.

(B) Insertion opposée des 2 premières feuilles primordiales 1, 2, puis disposition alterne.

(C) Coupe transversale d'un bourgeon séminal montrant la soudure des bases des 4 premières formations au-dessus de l'insertion.

(D) Jeune plant dont les 3 premières feuilles primordiales bien développées sont insérées au même niveau; la disposition supérieure est orthotrope spirale 2/5. Remarquer la torsion des limbes foliaires de ces feuilles en relation avec les soudures stipules-pétiole.

PLANCHE XXII

(A) Méristème de *Quercus cerris* après l'initiation des deux premières feuilles « vraies ». Coupe longitudinale dans le plan intercotylédonaire. Remarquer la zone apicale ZA pauvre en A.R.N. par rapport aux 2 zones latérales ZL (anneau initial) et sous-jacente.

(B) Méristème séminal de *Quercus pubescens* avant germination en novembre (test de Brachet). Coupe longitudinale dans le plan intercotylédonaire. Ce n'est le plan axial d'aucune des 7 formations alternes déjà initiées (ZLi et ZLr : zones latérales au stade d'initiation et de restauration). Même échelle que (A).

PLANCHE XXIII

(A) Méristème séminal du *Quercus pubescens* à la sortie de la radicule (test de Brachet). Sur le flanc gauche, l'initiation de la feuille F_{n+1} est commencée, le bombement caractéristique des primordiums se dessine; à son aisselle, des cloisonnements anticlines restaurent l'anneau initial. Sur le flanc droit, la feuille

F_n est à un stade plus avancé, intermédiaire entre primordium et ébauche, tandis qu'à son aisselle des cloisonnements péricleines sous-épidermiques indiquent l'initiation de la feuille F_{n+2} .

(B) Méristème terminal du *Quercus pubescens* après élongation de l'axe épicotylé (test de Brachet). L'allongement est ralenti, la zone apicale ZA moins active que précédemment. Les zones latérales ZL sont en phases de restauration. Le rythme des initiations est plus lent, il n'y a plus chevauchement des phases de restauration et d'initiation.

(C) Méristème terminal du *Quercus pubescens* au moment de la constitution du bourgeon de l'hiver suivant (test de Brachet). L'allongement est stoppé; les zones latérales ZLi larges continuent lentement leur fonction initiatrice. La zone apicale ZA est bien nette.

MM : Méristème médullaire; ZLr : Zone latérale au stade de restauration; ZA : Zone apicale; ZLi : Zone latérale au stade d'initiation; Pri : Primordium.

PLANCHE XXIV

(A) Coupe longitudinale du méristème terminal d'un plant de *Quercus pubescens* en avril, au moment de l'initiation des écailles étroites. On voit une section non axiale de l'écaille e_n sur le flanc gauche, la section des écailles e_{n+1} et e_{n+2} insérées au même niveau, respectivement à droite et à gauche; la coupe passe seulement par le bord du segment e_{n+2} . La zone apicale ZA inactive est très importante, les zones méristématiques latérales ZL (anneau initial) sont réduites et de faible activité. Le méristème médullaire MM est étroit et bien délimité par des différenciations cellulaires sus et sous-jacentes.

(B) Coupe longitudinale d'un méristème axillaire de *Quercus pubescens* au moment de l'initiation des premières écailles larges E_1 sur le flanc droit, E_2 sur le flanc gauche. La zone apicale ZA est bien délimitée par la richesse en A.R.N. des 2 zones latérales ZL et par un méristème médullaire MM en arc de cercle. L'écartement des 2 zones latérales est du même ordre de grandeur que sur les photographies Pl. XXIV (A) et Pl. XXII (B).

L'anneau initial garde un diamètre constant dans les diverses phases du fonctionnement chez le *Quercus pubescens*.

PLANCHE XXV

(A) Gemmule de graine bicotylée de *Quercus cerris* en octobre. Un cotylédon (c) a été sectionné. Dans le plan cotylédonaire on observe 7 plages sombres qui sont autant de futures feuilles primordiales (i). Remarquer leur exacte superposition et l'étroitesse du secteur correspondant.

(B) Coupe longitudinale de graine bicotylée dans le plan intercotylédonaire. Le procambium (pr) est bien visible et il n'y a aucune formation latérale.

(C) Coupe longitudinale d'une gemmule de graine tricotylée passant, à gauche, au milieu d'un grand secteur et, à droite, au milieu d'un petit. Remarquer l'importance du procambium (pr) sur la gauche et son absence à droite. Les îlots méristématiques latéraux (i) des feuilles primordiales sont visibles sur le flanc droit (test de Brachet).

(D) Coupe transversale de graine tricotylée. En alternance avec les 3 cotylédons (c_1 , c_2 , c_3), 3 arcs préconducteurs (pr); en face de chaque cotylédon, un îlot méristématique i_n d'une future feuille primordiale, et les soubassements s_{n+1} et s_{n+2} des futures feuilles primordiales $n+1$ et $n+2$. Remarquer la dépression au niveau de l'initium i_n (test de Brachet).

PLANCHE XXVI

Morphologie de jeunes plants du *Quercus cerris* cultivés sur terre

(A) On observe 6 verticilles ou pseudoverticilles de feuilles primordiales superposées et le développement complet des 2 feuilles (FP) du 6^e verticille qui ont une morphologie et une taille identique à celle des feuilles de l'espèce (FV).

(B) Il n'est plus possible de parler de verticilles ; les feuilles primordiales sont nettement alternes, mais restent superposées. Remarquer le développement des feuilles primordiales 6, 7, 8... et la croissance du bourgeon axillaire de la 2^e feuille primordiale (ba_p).

(C) Coupe transversale sous l'insertion d'une feuille primordiale réduite n. Le raccordement vasculaire se fait par une seule fenêtre ; l'angle d'insertion est supérieur à 90°.

(D) Grossissement photographique du soubassement de la feuille réduite n + 1. Remarquer l'interruption de la zone cambiale et des fibres sur un très faible espace, marquée par une flèche, juste au-dessous de la feuille n + 1.

(E) Aspect des 2 feuilles primordiales n et n + 1 des figures (C) et (D).

PLANCHE XXVII

Variations phyllotaxiques au cours du développement des plants de *Quercus cerris*

(A) Disposition des feuilles primordiales identique à celle des gemmules ; feuilles distiques et verticillées.

(B) Décalages verticaux : rupture des verticilles ; l'alternance des formations de chaque orthostique est respectée.

(C) Même disposition alterne. Remarquer le plus grand développement des feuilles primordiales sur l'orthostique de droite.

(D) Décalages verticaux : rupture des verticilles ; l'alternance dans chaque orthostique n'est pas respectée au niveau des feuilles 6 et 7.

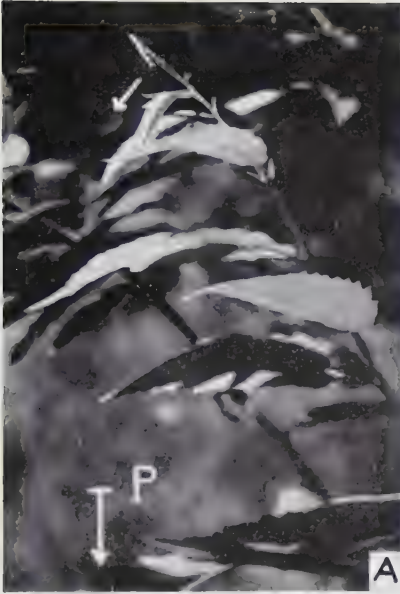
(E) Décalages horizontaux : disparition de la superposition des feuilles primordiales ; l'enroulement est plus ou moins accentué.

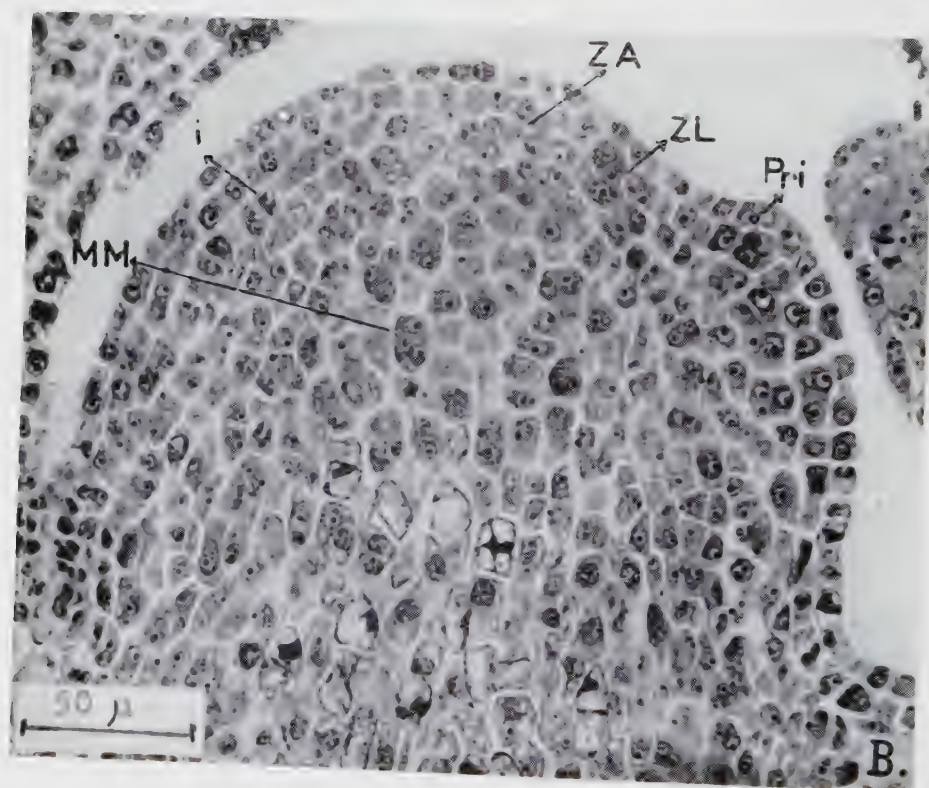
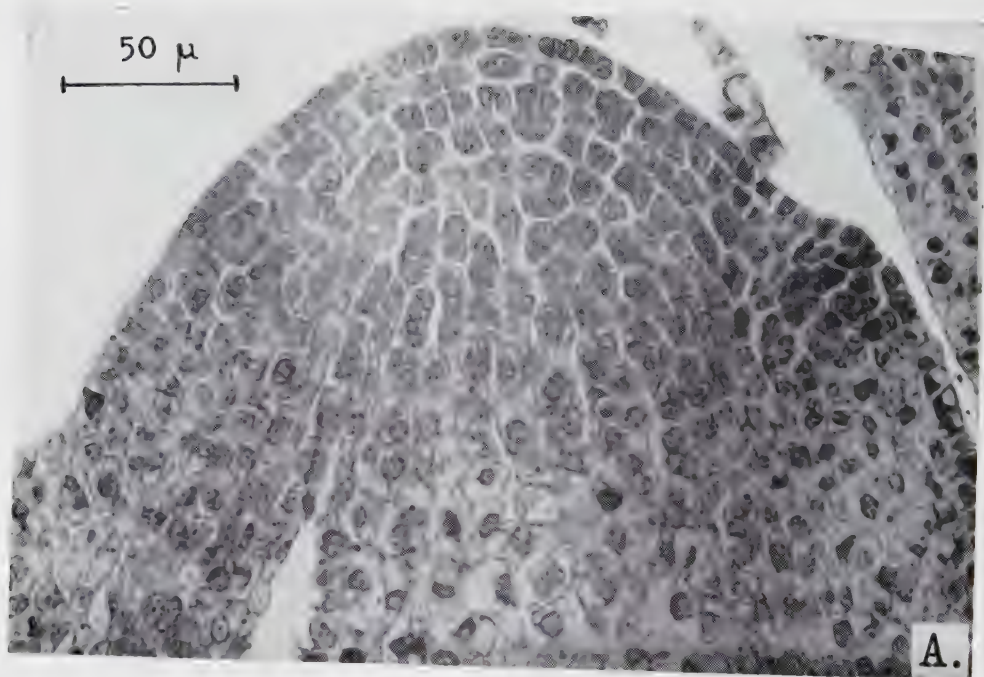
(F) Variations phyllotaxiques accompagnées de développement des limbes, les décalages horizontaux sont combinés et donnent une disposition spiralee.

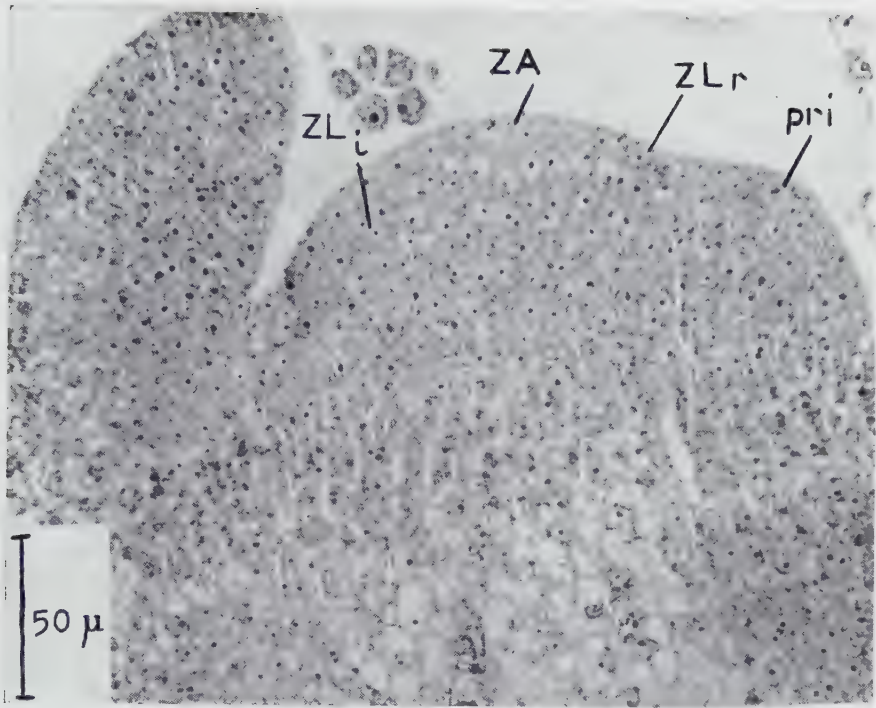
PLANCHE XXVIII

(A) Plantule tricotylée de *Castanea sativa* : au-dessus des 3 cotylédons, un verticille de 3 feuilles bien développées ; au-delà, disposition spiralee 2/5.

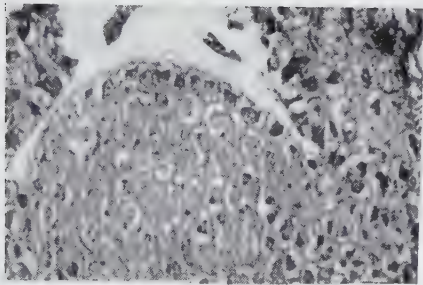
(B) Plantule tricotylée de *Quercus cerris* : en superposition avec les 3 cotylédons, 3 orthostiques de feuilles primordiales, puis un verticille de 3 feuilles vraies en décussation avec les cotylédons.



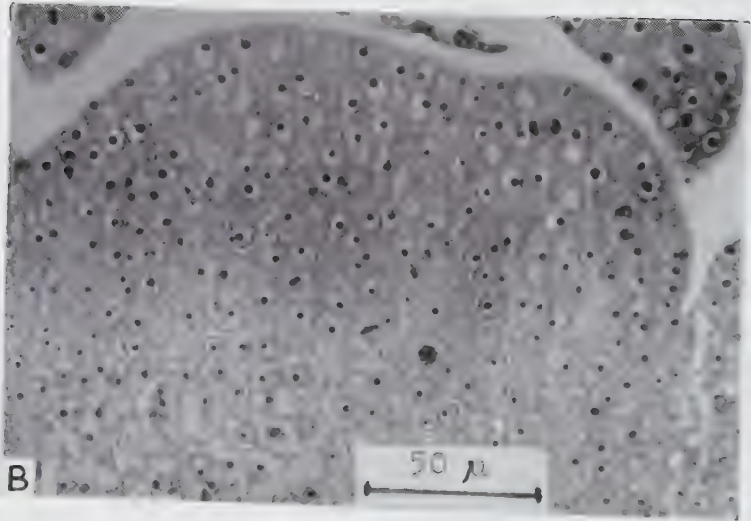
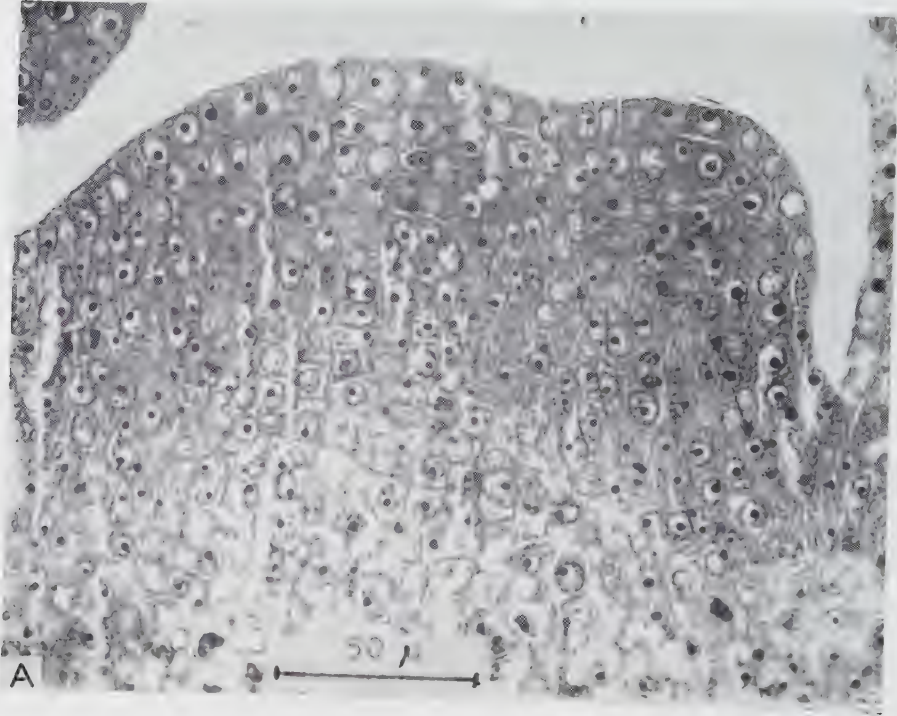


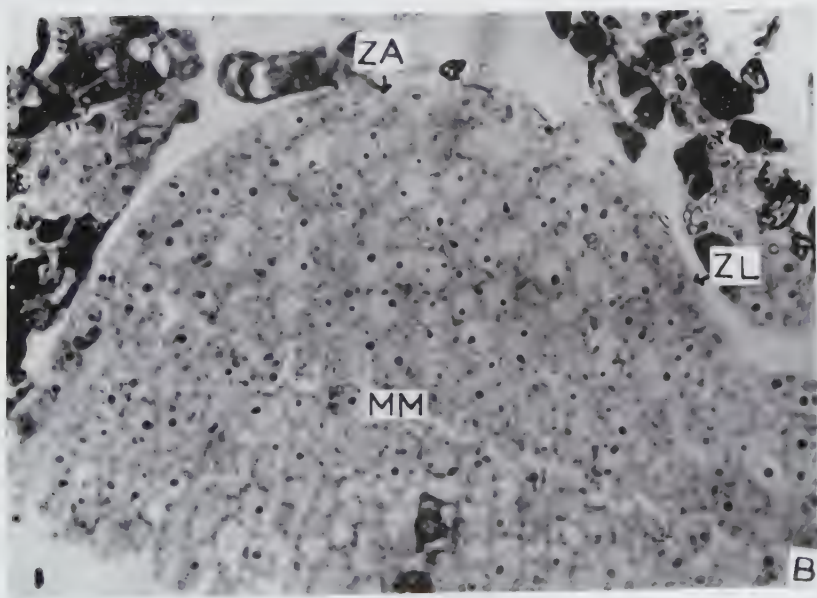
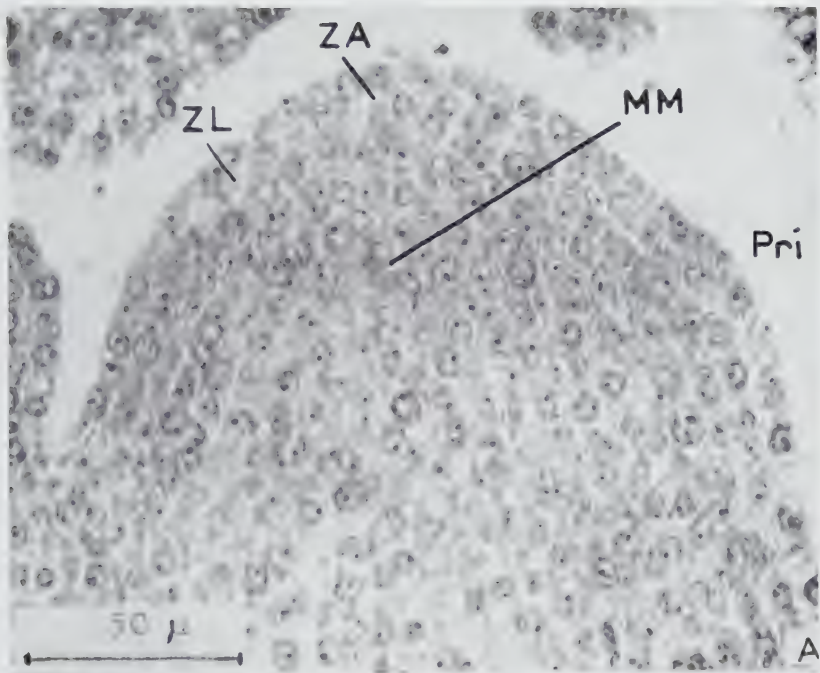


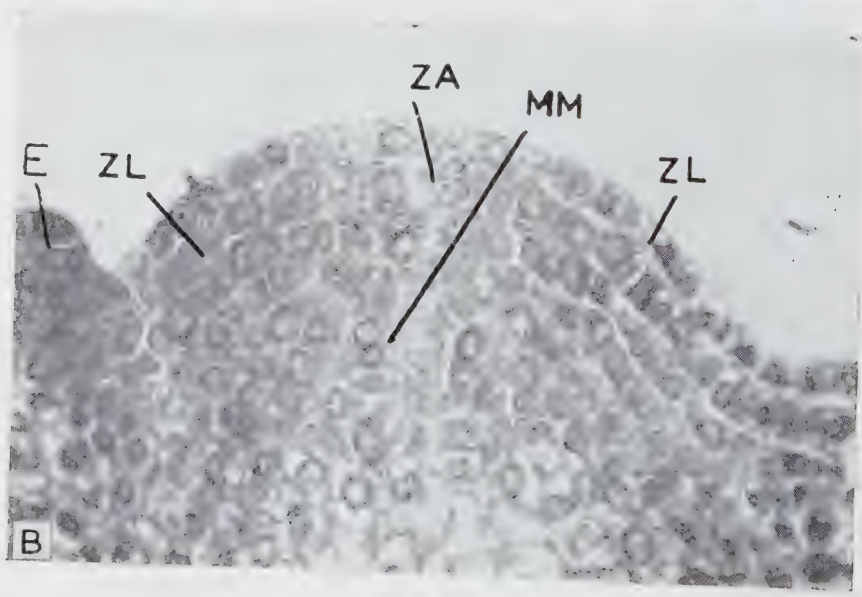
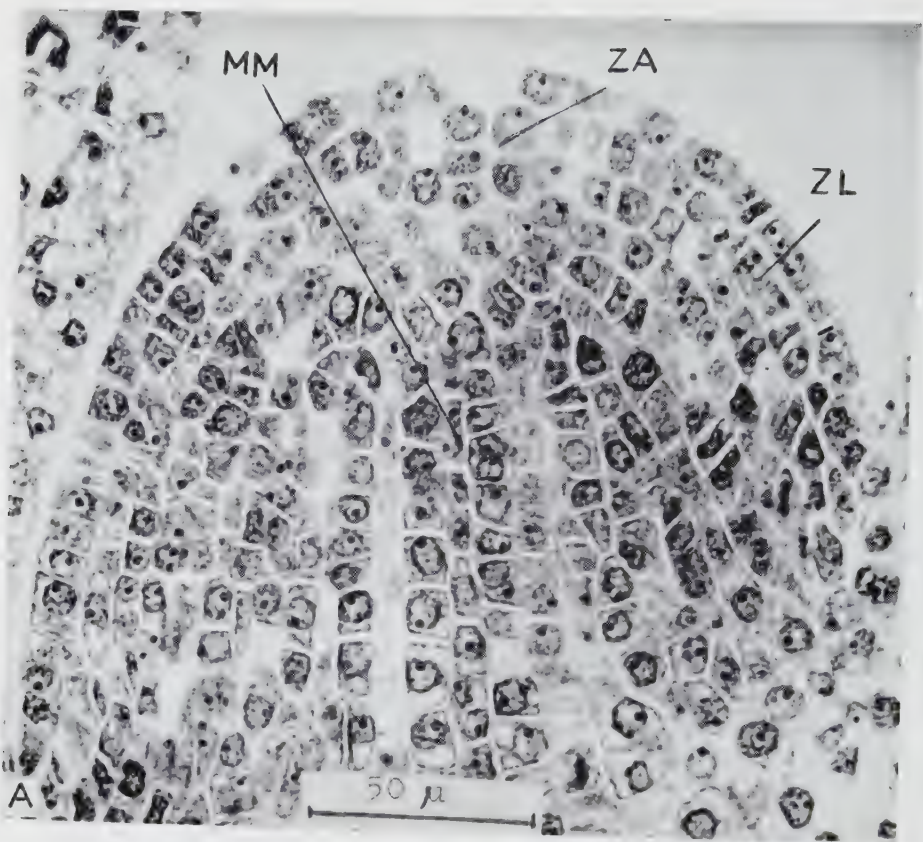
A

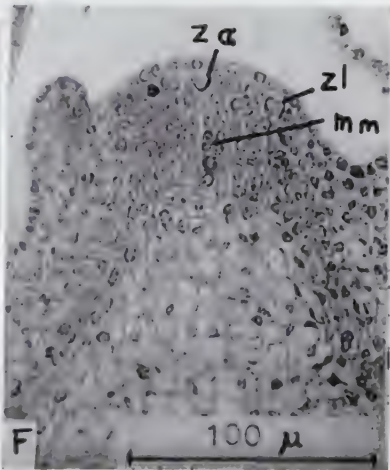
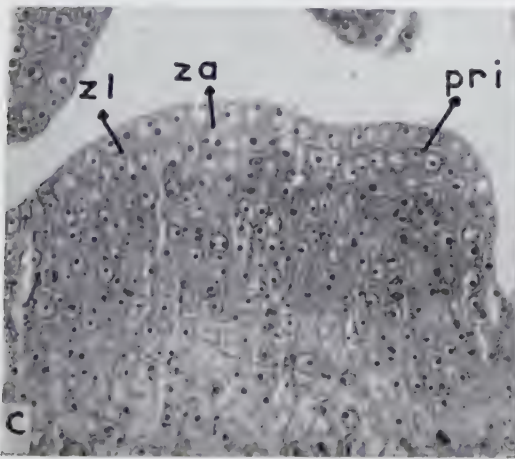
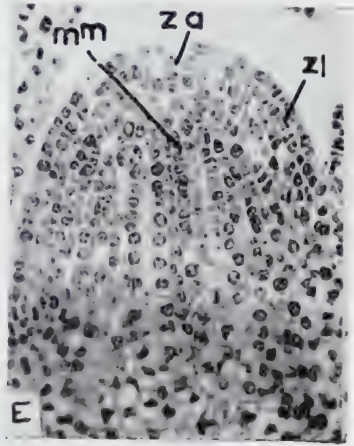
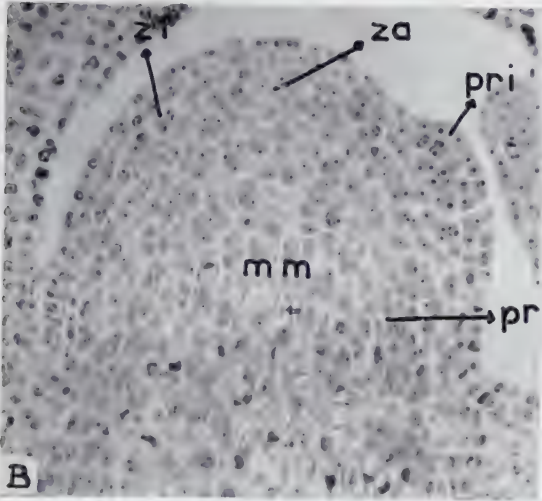
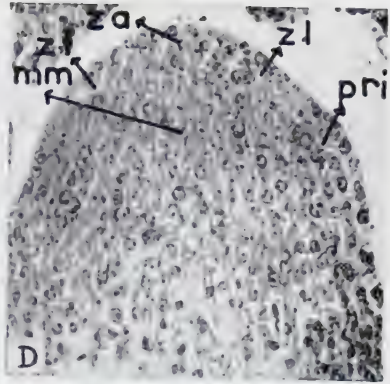
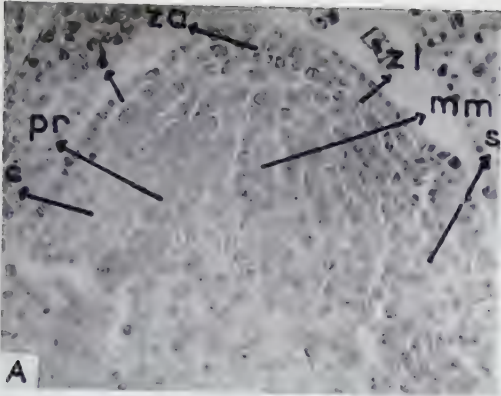


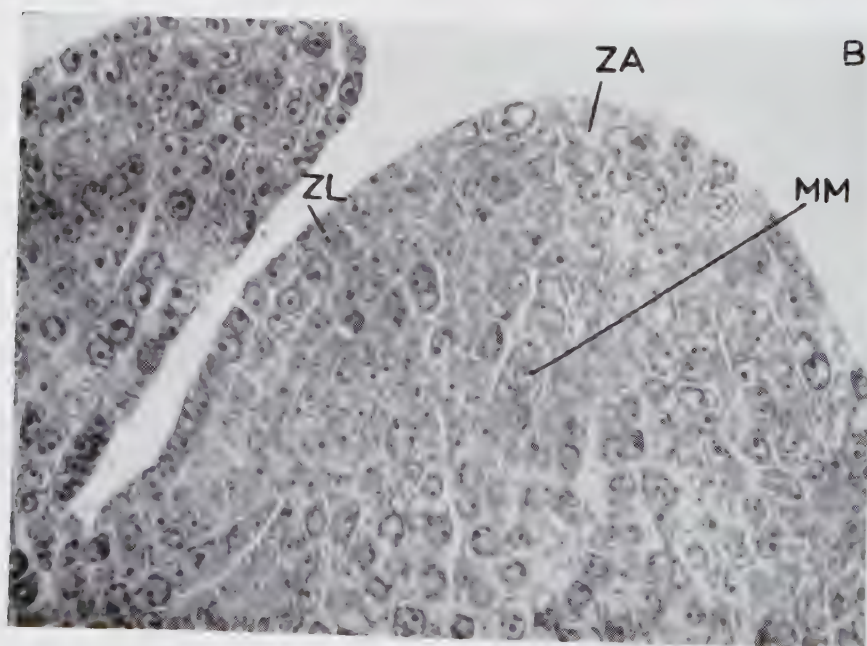
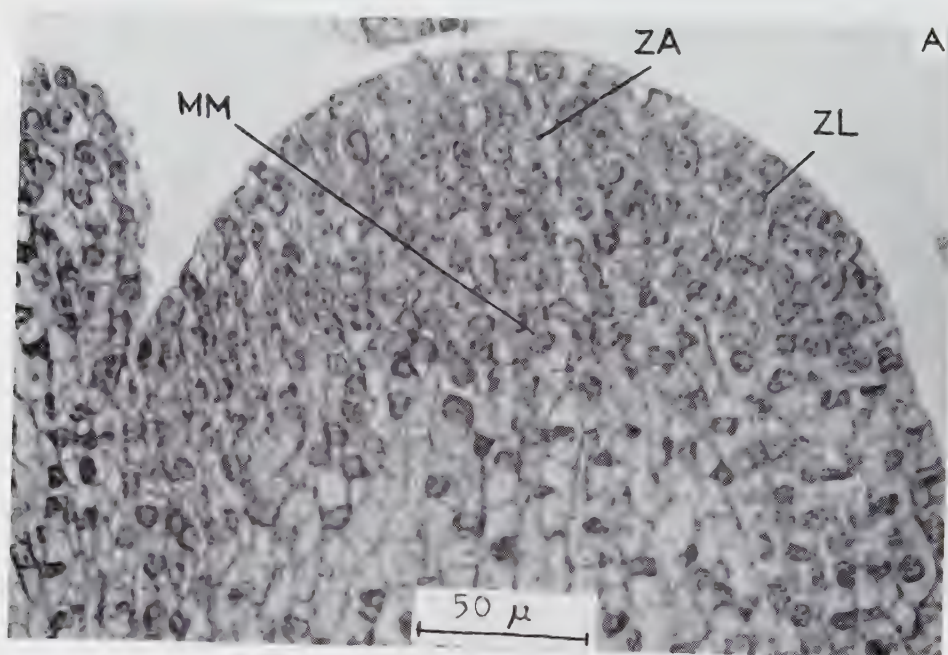
B

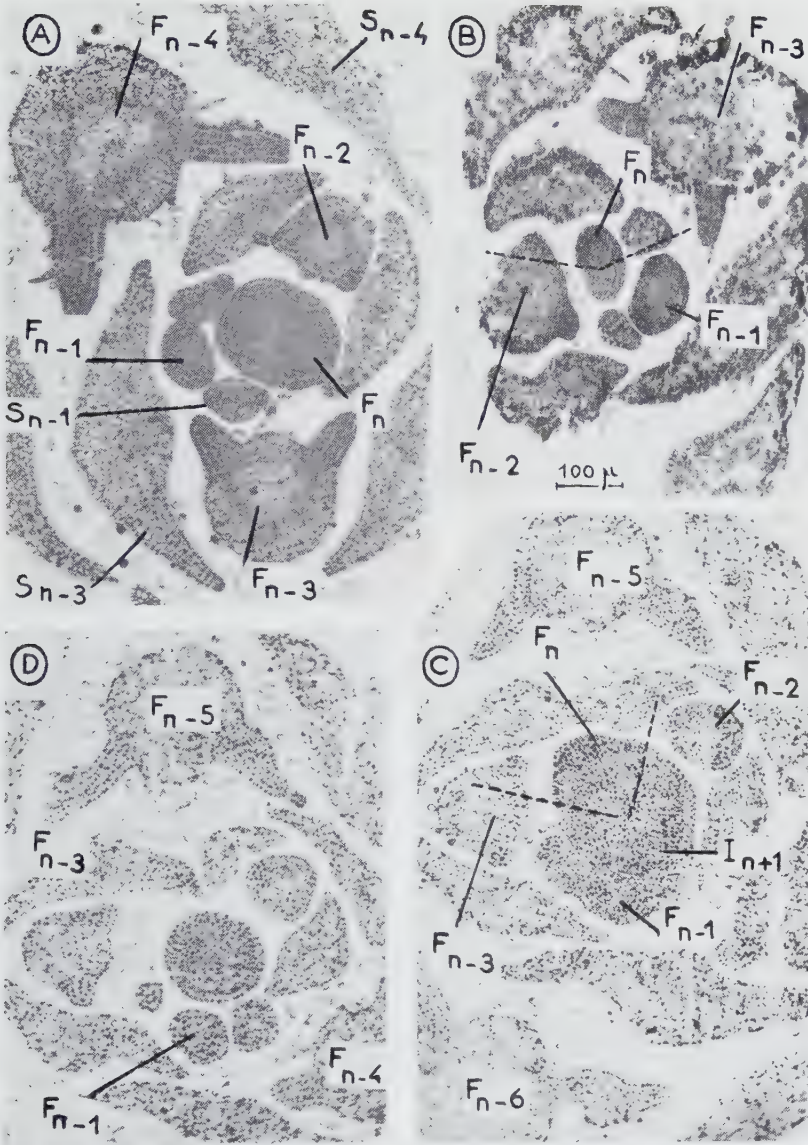


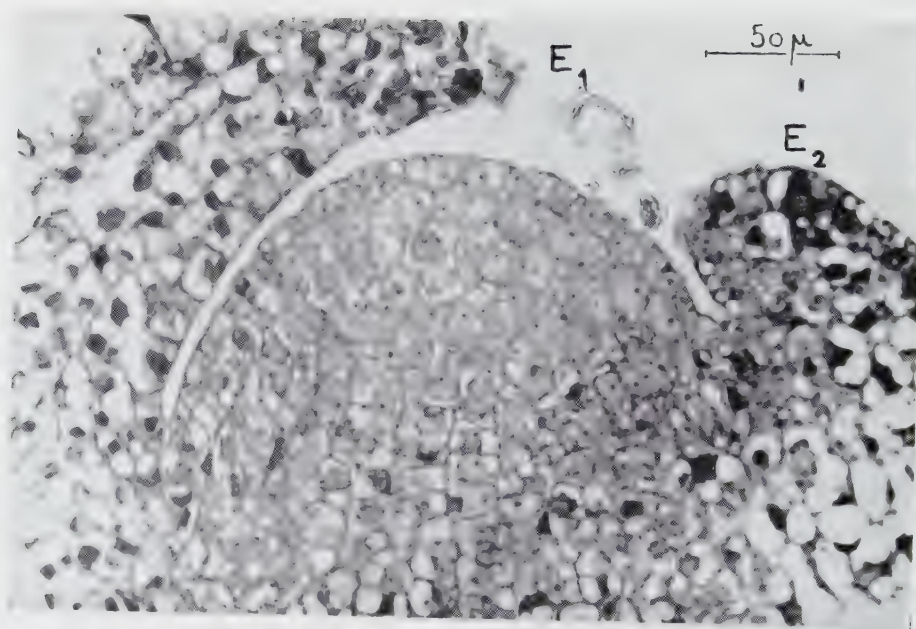




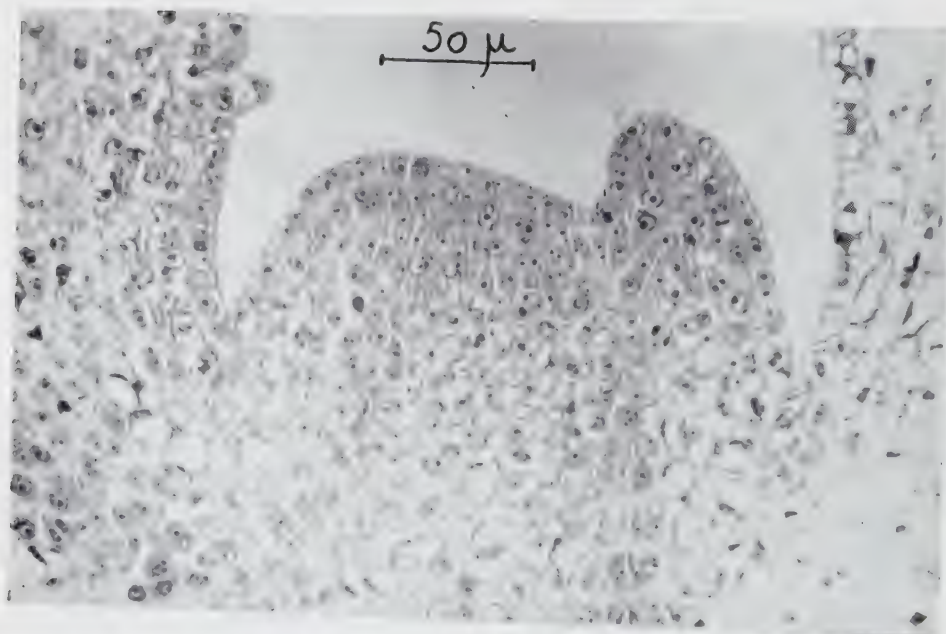




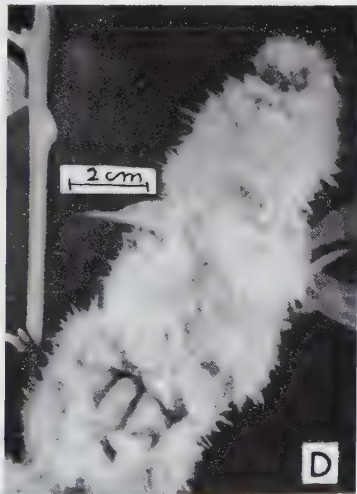
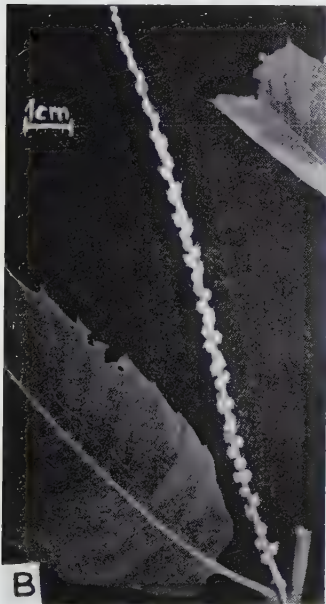


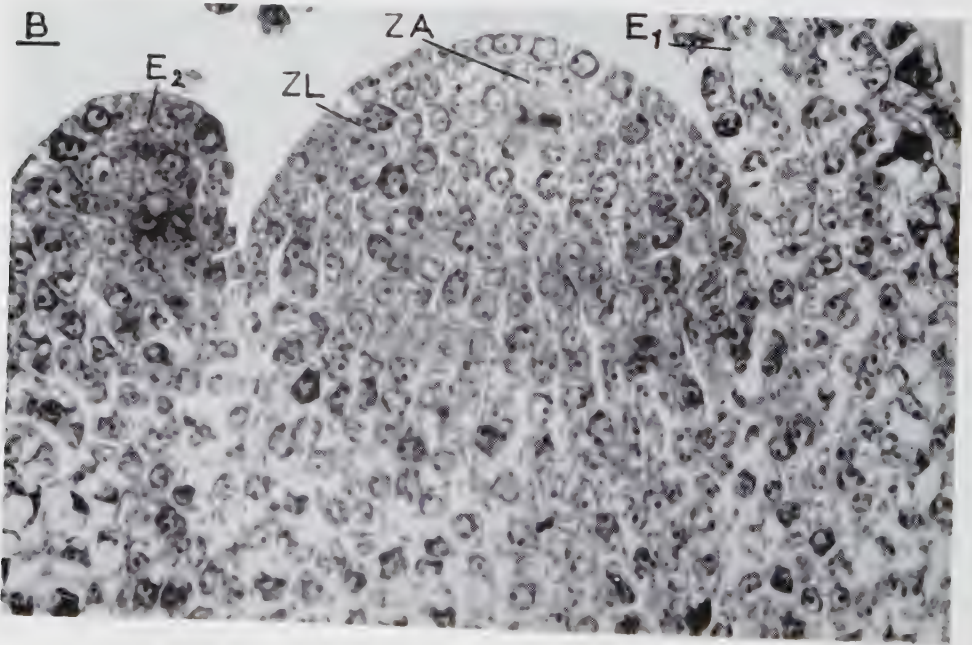
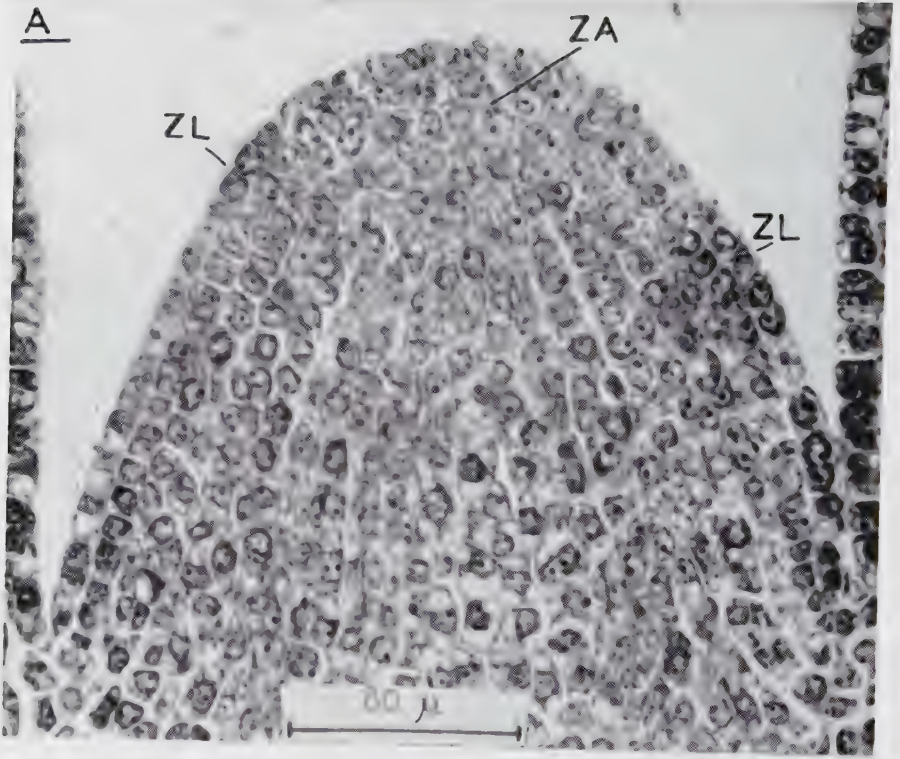


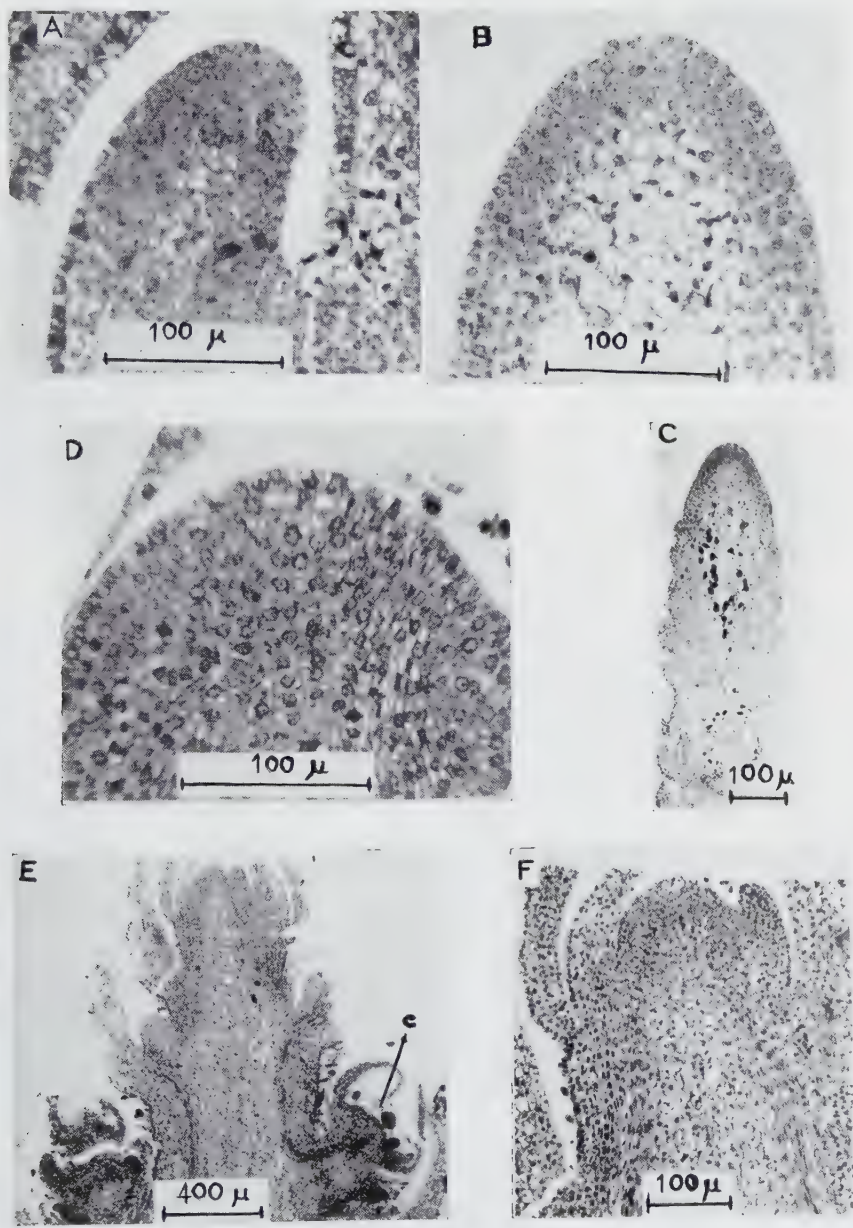
A

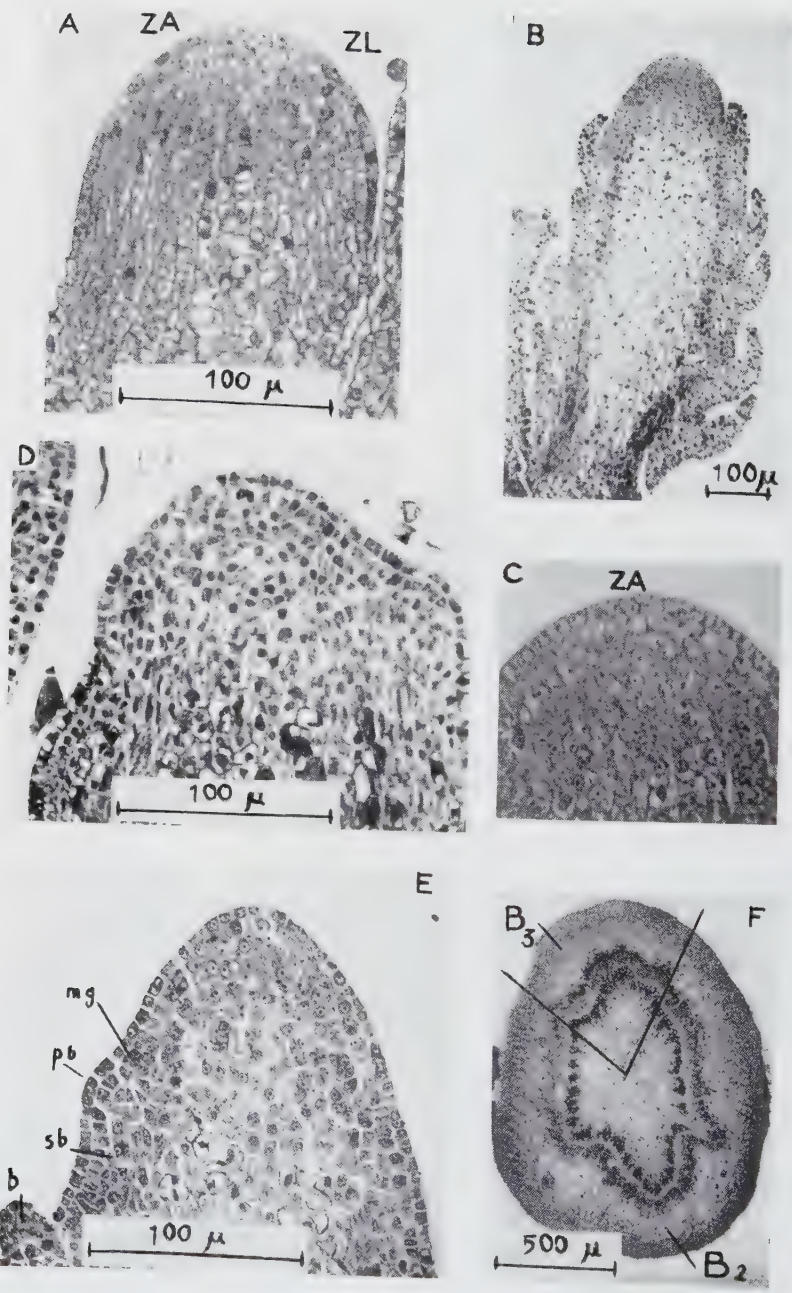


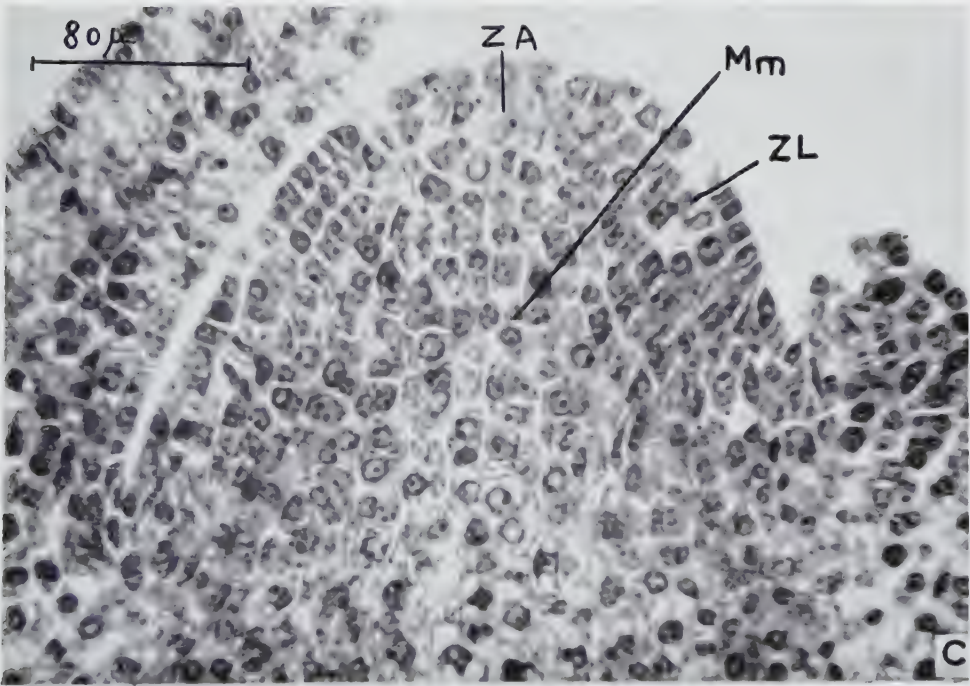
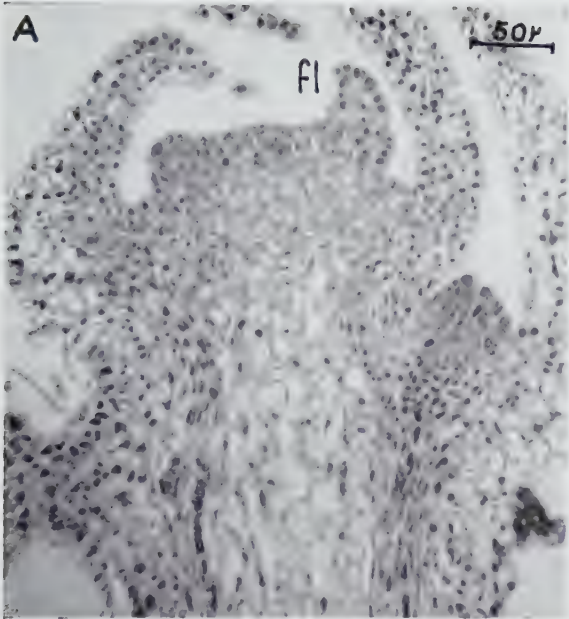
B

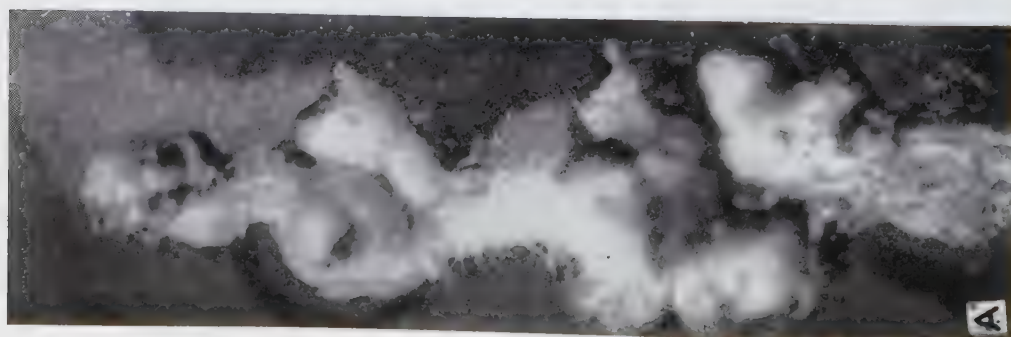
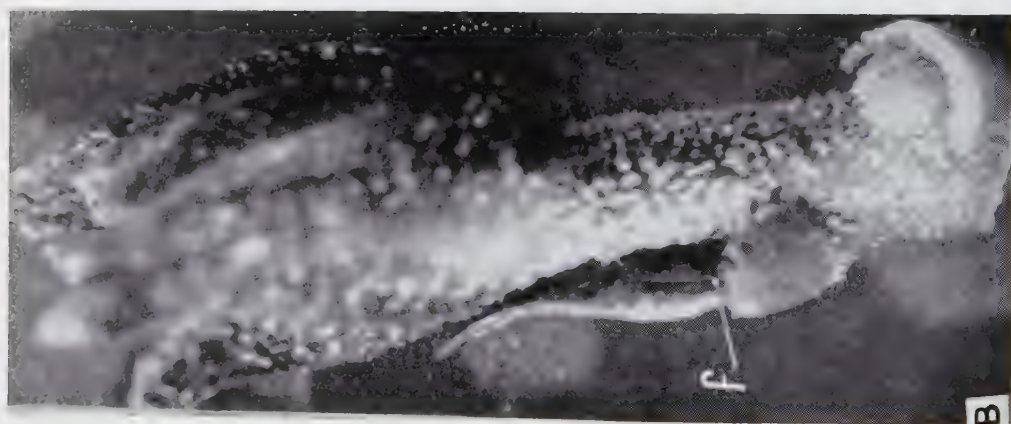


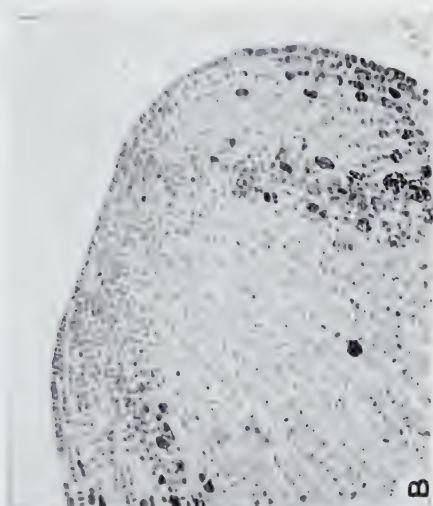
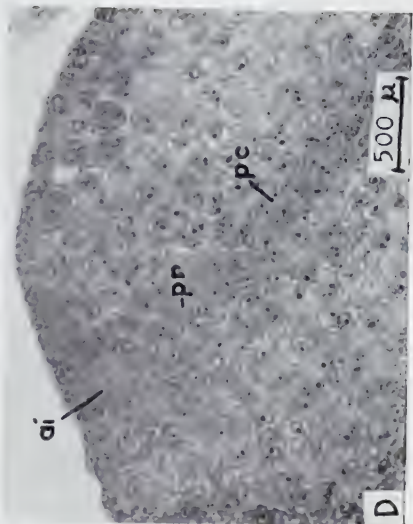
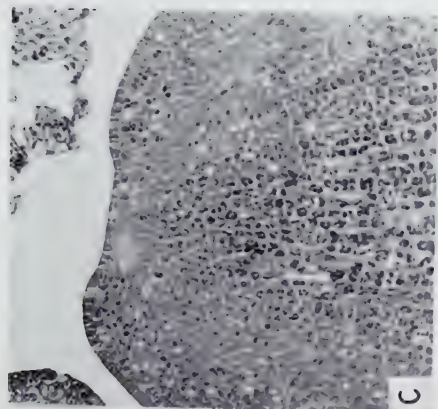


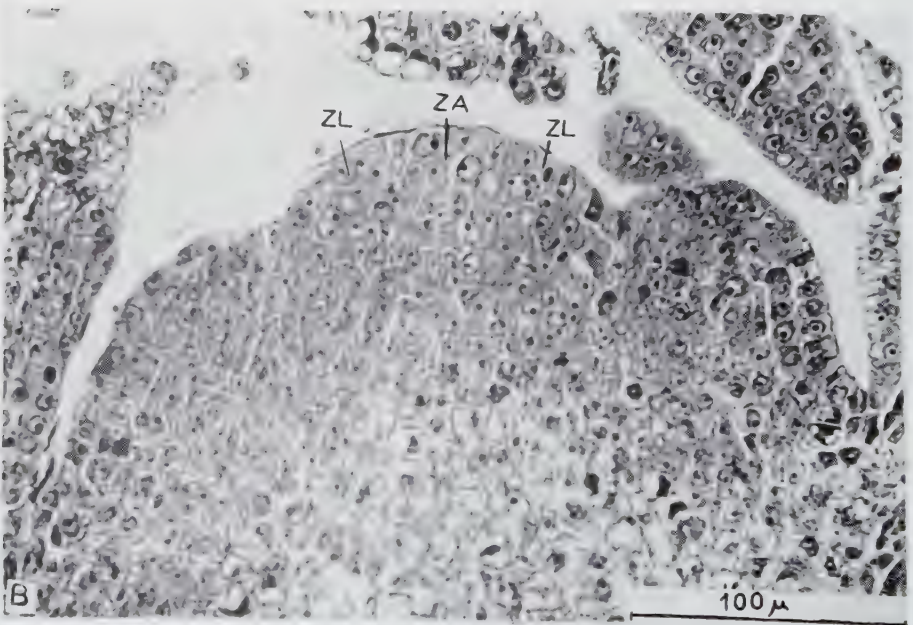
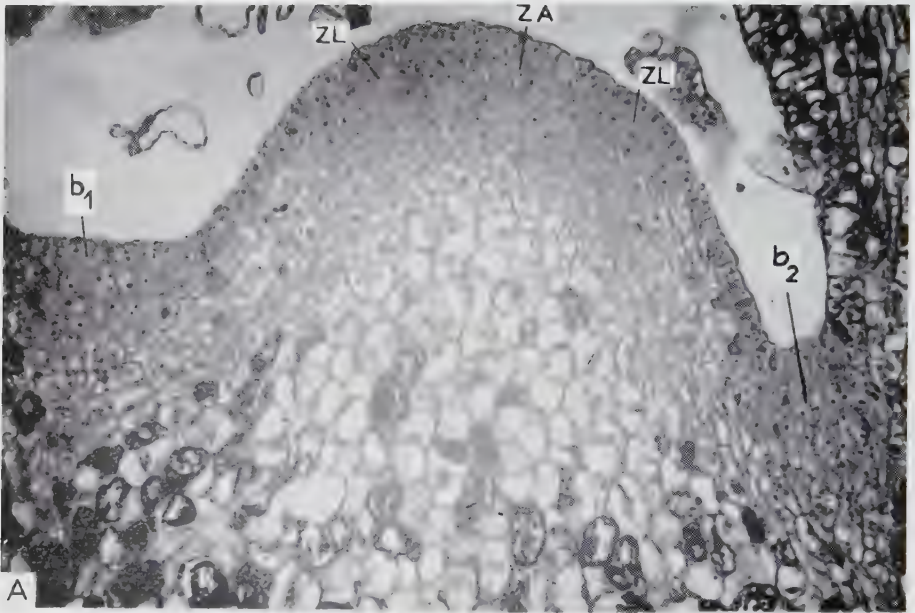




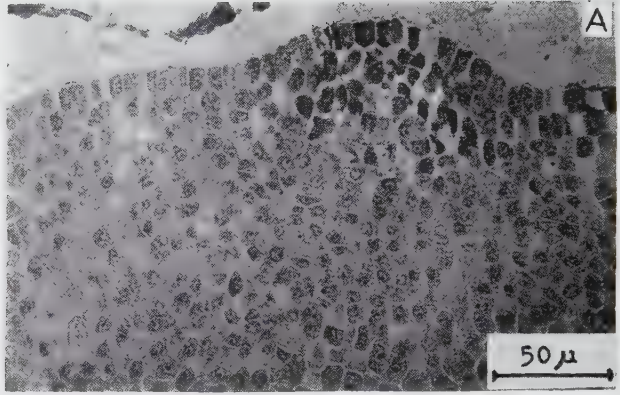
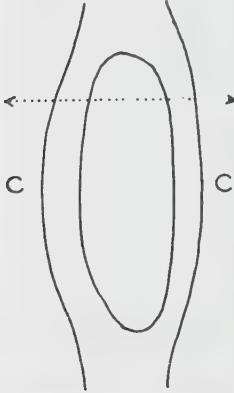




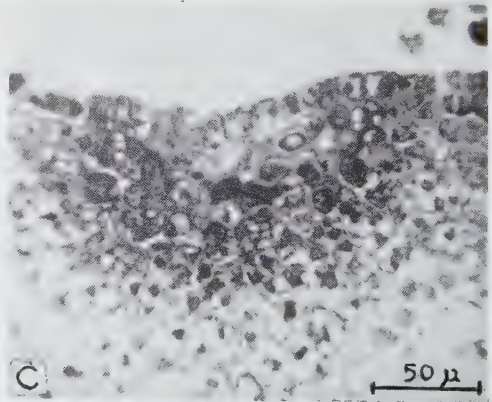
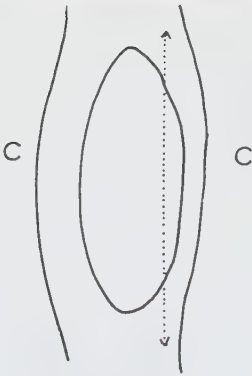
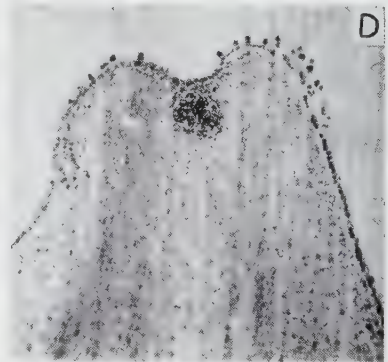
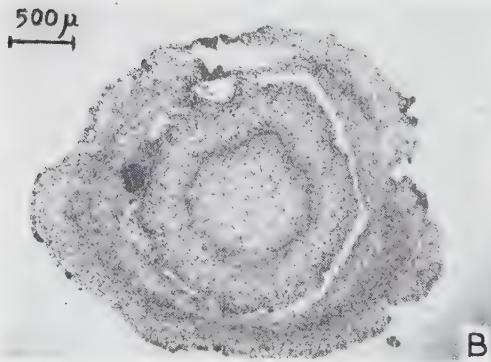


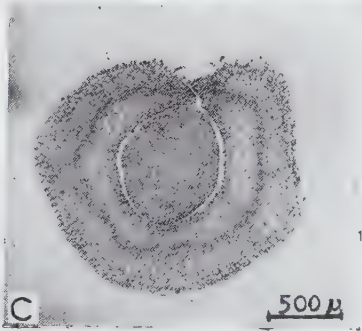


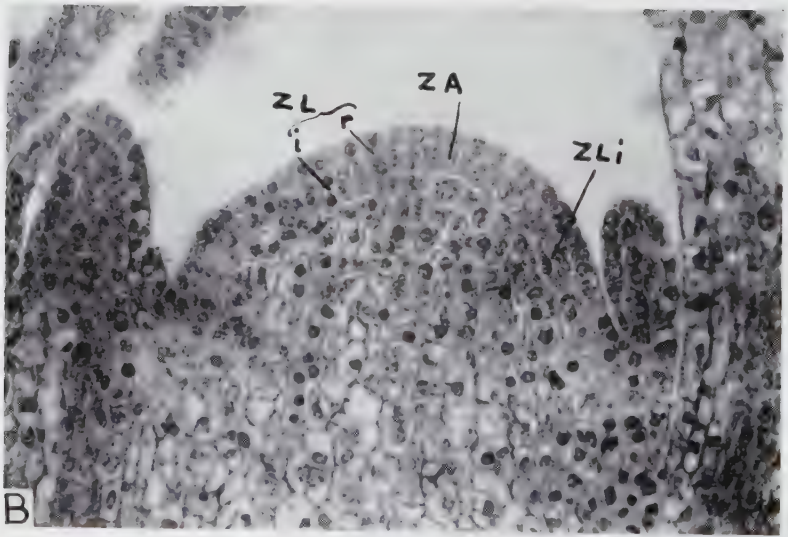
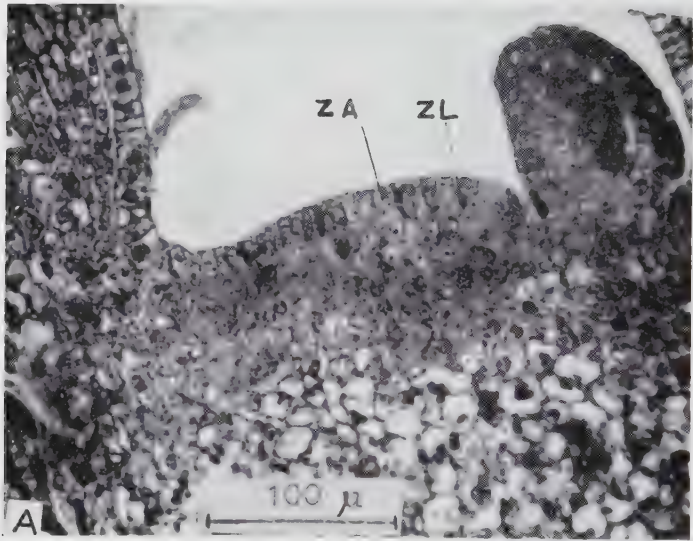


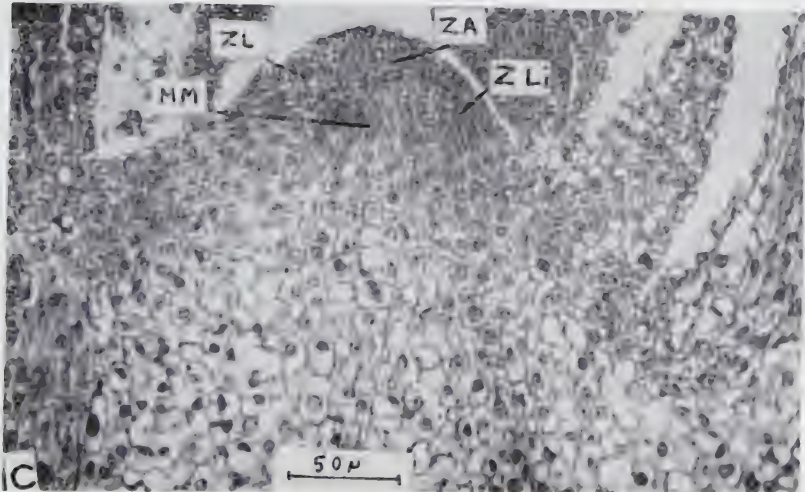
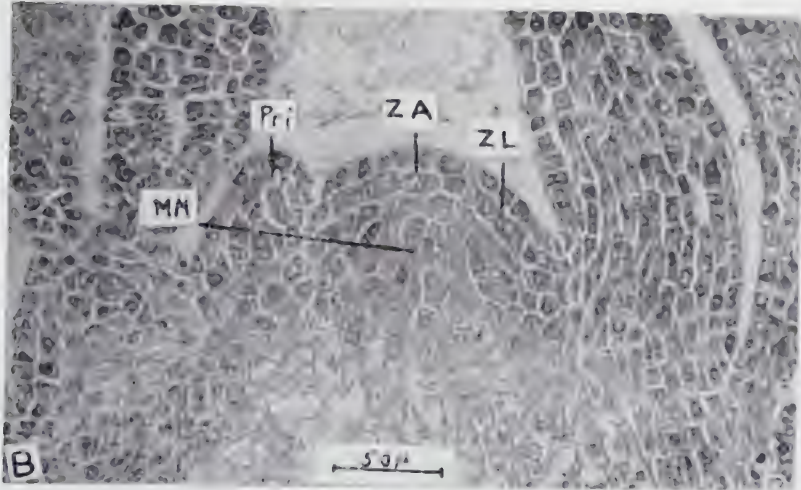
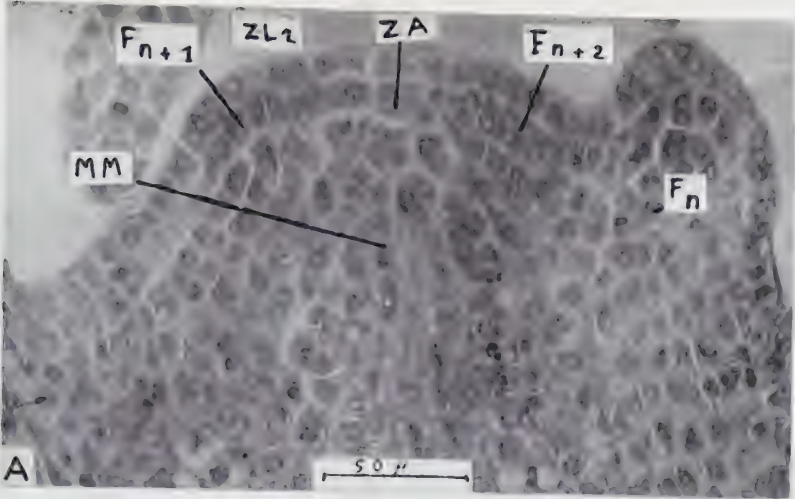


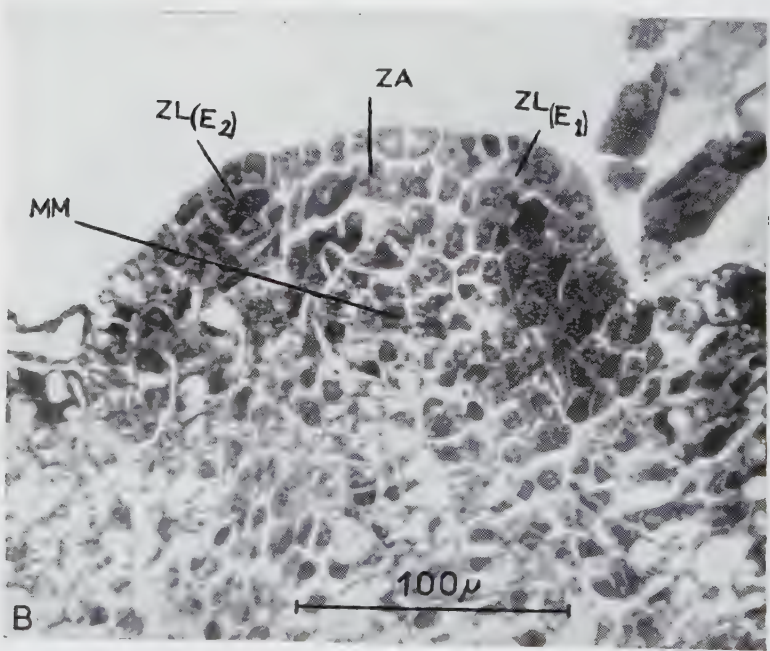
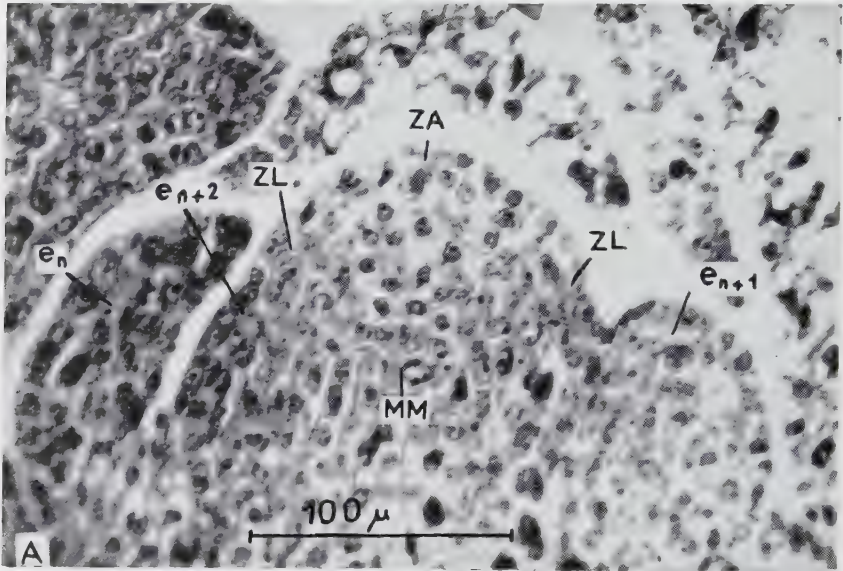
500μ

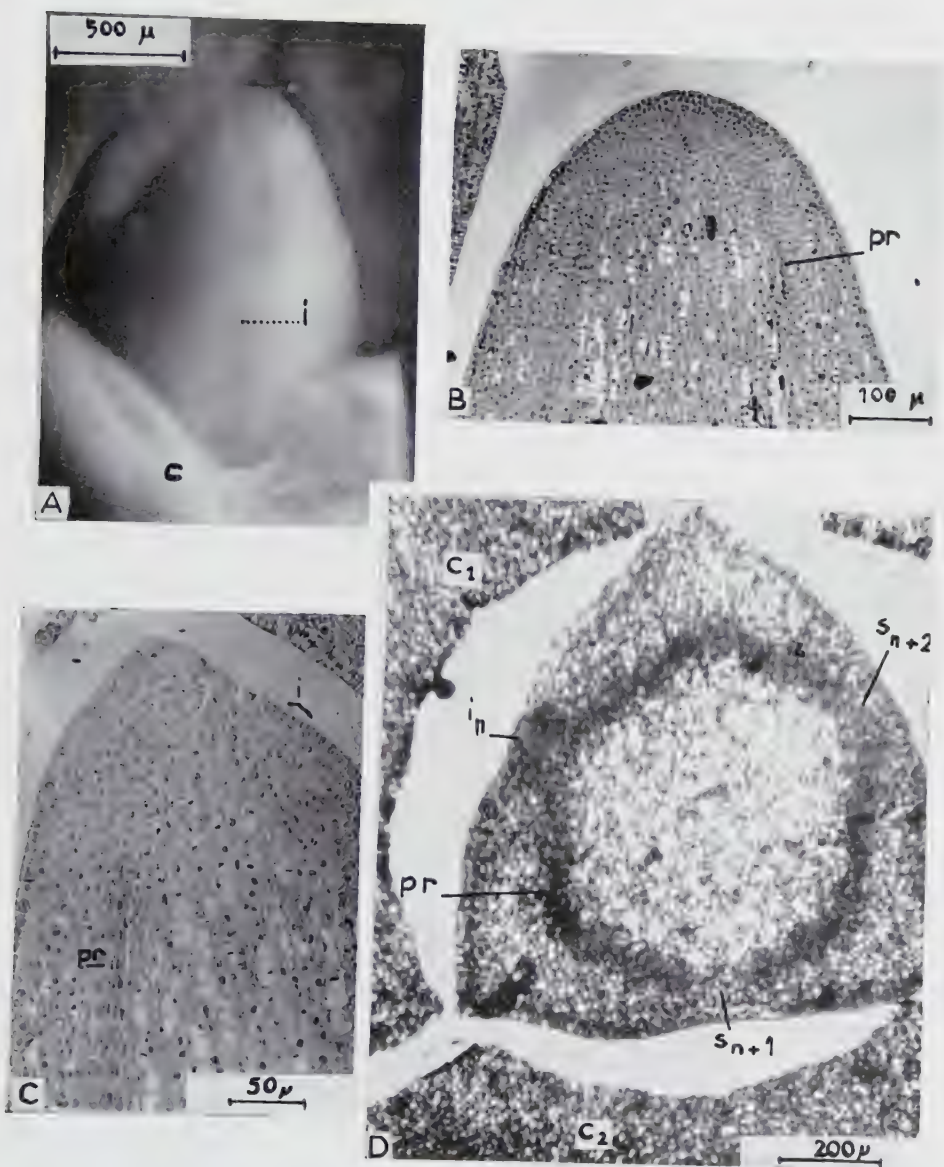


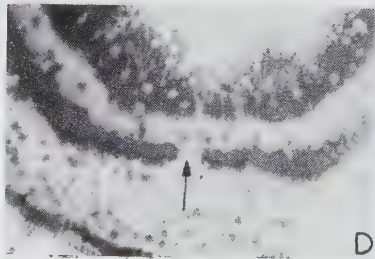
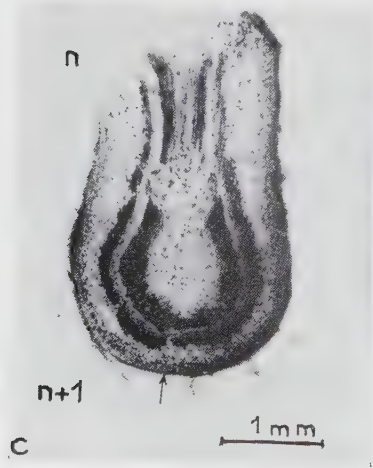
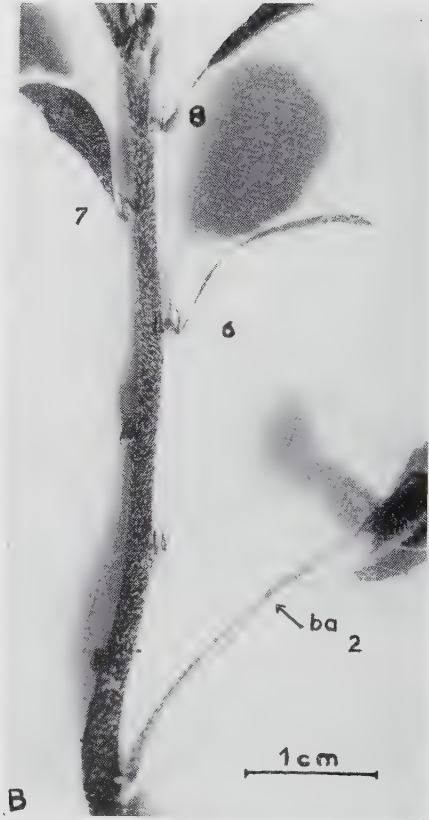
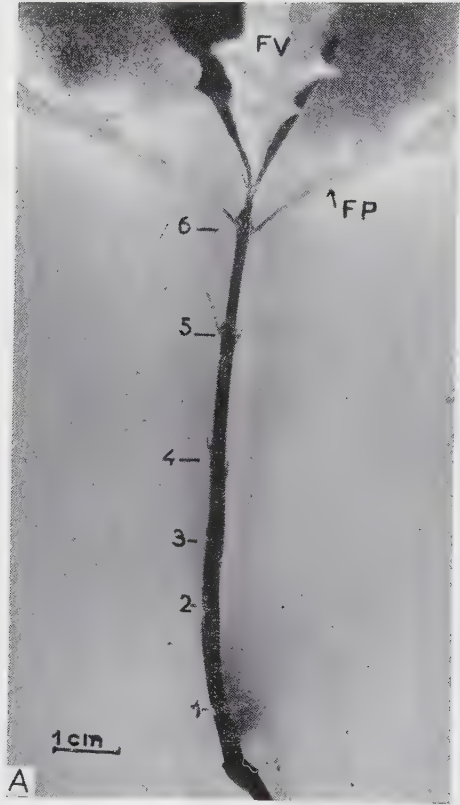


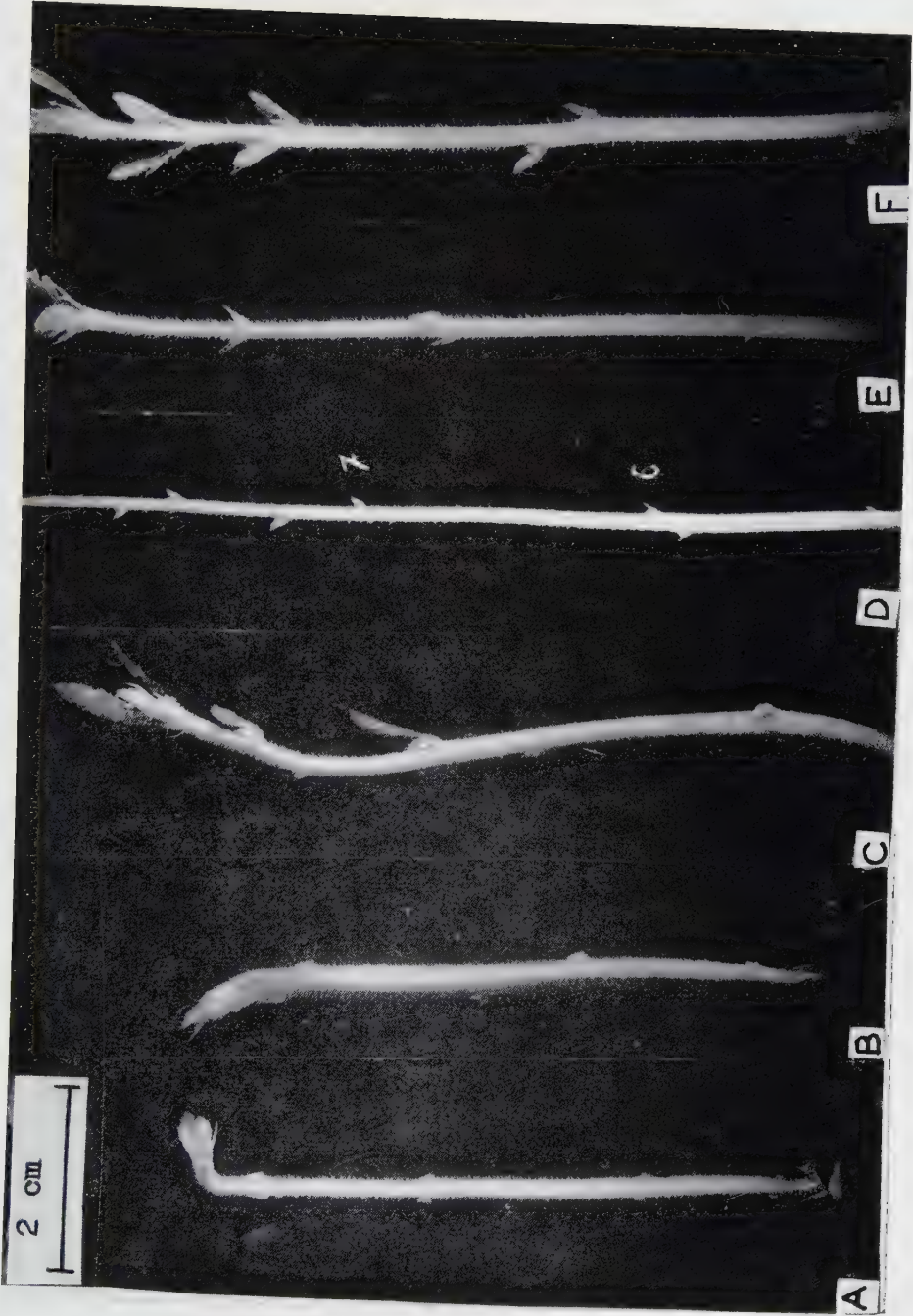


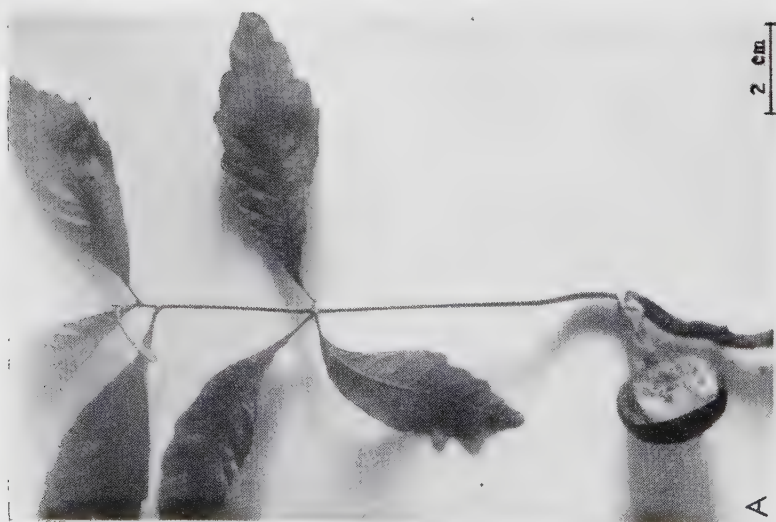












DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

“ MÉTHODES ACTUELLES DE CULTURE D'ORGANES *in vitro* ”

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 9 Avril 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

